

(1^{re} Série

FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

N^o 158)

DU
POURPRE RÉTINIEN

ET DE
SA SÉCRÉTION

—
THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Et soutenue publiquement

Le Lundi 14 Août 1882, à 3 heures de l'après-midi

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR

NICOLAS BERNARDY

de Sierck (Alsace-Lorraine)

PRÉPARATEUR DU COURS DE PHYSIQUE MÉDICALE

LAURÉAT DE LA FACULTÉ (MÉDAILLE D'ARGENT, 1881)

—
NANCY

IMPRIMERIE LEFORT, 4, RUE LAFAYETTE

—
1882



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555809_0026

(1^{re} Série

FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

N° 158)

DU

POURPRE RÉTINIEN

ET DE

SA SÉCRÉTION

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Et soutenue publiquement

Le Lundi 14 Août 1882, à 3 heures de l'après-midi

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR

NICOLAS BERNARDY

de Sierck (Alsace-Lorraine)

PRÉPARATEUR DU COURS DE PHYSIQUE MÉDICALE

LAURÉAT DE LA FACULTÉ (MÉDAILLE D'ARGENT, 1881)

NANCY

IMPRIMERIE LEFORT, 4, RUE LAFAYETTE

1882

FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Doyen : M. TOURDES *.

Doyen honoraire : M. STOLTZ C *.

Professeurs honoraires : MM. SÉDILLOT C *. CAILLOT *. STOLTZ C *. SIMONIN *. BACH *.

Médecine légale.....	M. TOURDES *, prof.	
Clinique externe.....	M. MICHEL *, prof.	
Matière médicale et Thérapeutique....	M. COZE *, profess.	
Histologie.....	M. MOREL *, prof.	
Clinique interne.....	M. V. PARISOT *, p.	
Clinique obstétricale et gynécologique.	M. HERRGOTT *, p.	M. ROUSSEL *, p. adj. M. E. PARISOT, idem.
Pathologie génér. et Pathologie interne	M. HECHT, profess.	M. DEMANGE *, p. adj.
Physiologie.....	M. BEAUNIS *, prof.	
Anatomie et Physiologie pathologiques.	M. FELTZ *, prof.	
Chimie médicale et Toxicologie.....	M. RITTER, profess.	
Clinique interne.....	M. BERNHEIM, prof.	
Clinique externe.....	M. GROSS, profess.	
Physique.....	M. CHARPENTIER, pr.	
Anatomie génér., descript. et topogr..	M. LALLEMENT, prof.	
Hygiène.....	M. POINCARÉ *, pr.	
Médecine opératoire.....	M. CHRÉTIEN, prof.	
Pathologie externe.....	M. HEYDENREICH, pr.	M. BÉCHET, profes. adj.
Botanique et Histoire natur. médicale.	M. N..., professeur.	

AGRÉGÉS EN EXERCICE.

MM. SCHLAGDENHAUFFEN.	MM. E. DEMANGE.	MM. GARNIER.
SPILLMANN.	A. HERRGOTT.	WEISS.

M. BONNET, Secrétaire, Agent comptable.

Examineurs de la Thèse.

M. TOURDES, *président*; MM. POINCARÉ, E. DEMANGE, GARNIER.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend ni les approuver ni les imputer.

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

TÉMOIGNAGE DE VIVE AFFECTION ET DE PROFONDE RECONNAISSANCE

A MONSIEUR LE PROFESSEUR CHARPENTIER

A MONSIEUR F. SCHLAGDENHAUFFEN

Professeur à l'École supérieure de Pharmacie de Nancy

Professeur agrégé de physique à la Faculté de Médecine

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE

MONSIEUR LE DOYEN TOURDES

HOMMAGE RESPECTUEUX

DU
POURPRE RÉTINIEN
ET DE
SA SÉCRÉTION

I

INTRODUCTION ET CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES

Les premières recherches méthodiques sur la physiologie de la vision, comme sur le fonctionnement de tous les organes des sens, ont dû naturellement se borner à l'analyse de nos sensations, à l'observation détaillée des différents états de conscience, dont nous rapportons la cause à un agent extérieur, et, dans le cas particulier, à la lumière. Pour cette étude, l'observation personnelle était nécessaire et seule indispensable. Aucune expérimentation dans la série animale n'aurait pu nous faire soupçonner la variété et l'enchaînement des phénomènes, dont elle nous permet de constater l'existence et de déterminer les conditions.

Mais quelque nombreuses qu'aient été les recherches, quelque ingénieuses que soient les hypothèses souvent prématurées, par lesquelles on a tenté d'en interpréter les résultats, quelque complète même que paraisse cette étude sur certains points, tant que les découvertes de l'histologie, de la chimie, ou de l'anatomie comparée, ne nous auront pas permis de rattacher à un détail de

structure, ou à une modification matérielle de l'organe impressionné, chacune des manifestations physiologiques variées, par lesquelles se révèle à notre sens intime une cause aussi une et aussi simple que la radiation lumineuse, à déterminer le siège et la nature de ces modifications, notre connaissance du fonctionnement de la vue restera imparfaite ; car nous n'aurons dévoilé qu'une des faces du problème.

Dans cette voie, malheureusement, tout est encore à faire, et si les travaux de H. Muller, Henle, M. Schultze, Landolt, Duval, Ranvier, etc., ont élucidé en grande partie la question de la structure anatomique de la rétine, il faut avouer que celle du rôle dévolu à chacune de ses parties constituantes, dans l'acte de la vision, est à peine ébauchée.

Le seul fait sur lequel l'accord semble s'être fait aujourd'hui, fait qui s'appuie sur de nombreux arguments empruntés à la physiologie et à l'anatomie comparée, qu'il serait trop long d'exposer ici, c'est que la partie excitable de la rétine, le siège de l'impression lumineuse, doit être cherché dans les couches les plus externes de cet organe et particulièrement dans celle des cônes et bâtonnets, autrement dit la membrane de Jacob.

C'est elle que l'on s'accorde à considérer comme le véritable organe périphérique du nerf optique, c'est-à-dire comme un appareil terminal, destiné à recueillir l'impression lumineuse et à répondre à cette impression par des modifications spéciales, physiques, chimiques ou mécaniques, capables de devenir à leur tour une cause d'excitation pour la fibre nerveuse qui y aboutit, et qui, à cause de son rôle purement conducteur, serait insensible à toute action directe de la radiation lumineuse. Il est en effet impossible d'admettre, qu'étant donné un mouvement vibratoire de plus de 500 billions de vibrations par seconde, chaque onde lumineuse puisse agir isolément sur la terminaison du nerf optique et que, seul de tous les nerfs sensitifs, ce dernier soit privé de cet appareil de terminaison périphérique, qui, tel que nous l'avons défini, lui paraît à lui surtout indispensable.

Quelle est maintenant la nature de cette modification de la rétine que l'analyse physiologique nous impose? Quelle idée devons-nous nous faire de ce rôle d'intermédiaire nécessaire entre les vibrations de l'éther et l'ébranlement des fibres nerveuses? Bien des hypothèses ont été émises à ce sujet. Les uns (Rouget, M Schultze, Zenker), font intervenir surtout de simples phénomènes physiques, réflexion ou interférence; ce qui, abstraction faite des objections de détail qu'on pourrait adresser à ces théories, ne fait en somme que déplacer la difficulté. On aura beau, en effet, invoquer la structure lamellaire de l'article externe des bâtonnets, nous expliquer comment les rayons lumineux, réfléchis et renvoyés successivement d'une lamelle à l'autre, sont forcés à venir un grand nombre de fois en contact avec leurs molécules (Schultze); comment, par des interférences compliquées, il y aura en certains points renforcement, en d'autres extinction de la vibration lumineuse (Zenker), il restera toujours à déterminer pourquoi, de cette vibration lumineuse, quelque renforcée qu'on la suppose, quelque prolongé que soit son contact avec la substance lamellaire, il n'ait un ébranlement des filets du nerf optique.

Draper, de son côté, a invoqué un échauffement des organes terminaux, échauffement que Morano et Ricco (*Arch. di Ottalm.*, I), expliquaient par une absorption des rayons lumineux dans le pigment choroïdien. L'insensibilité absolue de l'œil aux rayons les plus calorifiques ne peut plus être considérée comme un argument irréfutable contre cette théorie de Draper, depuis qu'il est prouvé que les milieux réfringents de l'œil absorbent les rayons ultra rouges, interceptés ainsi, avant d'arriver à la rétine. Mais nous pouvons à bon droit lui opposer l'absence de tout pigment chez les albinos, qui voient très bien cependant, dès qu'on empêche la lumière de pénétrer dans leur œil par la sclérotique,

Nous sommes donc amené, par voie d'exclusion, à la seule théorie qui satisfasse pleinement l'esprit. Les vibrations de l'éther, absorbées par la rétine, y déterminent des processus photo-chimiques, et c'est alors seulement, soit par l'action ultérieure des

produits de néoformation, soit par le simple fait du mouvement moléculaire inséparable de toute action chimique, que la fibre nerveuse conductrice est secondairement excitée. L'insensibilité de la rétine à la plus grande partie des rayons ultra violets ne constitue pas une objection sérieuse à cette manière de voir; on sait, en effet, que l'action photochimique n'est pas limitée aux parties les plus réfrangibles du spectre, et que, si l'iodure d'argent noircit surtout, lorsqu'on l'expose aux rayons ultra violets, dans les plantes, les effets chimiques d'une importance capitale pour leur nutrition sont sous la dépendance du spectre lumineux. Certaines substances enfin sont influencées surtout par les parties les moins réfrangibles du spectre (suc de *Mathiola annua*, mélange de protochlorure de fer et de ferrocyanure de potassium).

Cette théorie, qui paraît la plus séduisante *a priori*, n'est pas de date absolument récente. Déjà en 1842 Moser rattachait l'impression lumineuse à une action analogue à celle qui avait permis, trois ans auparavant, à Niepce et Daguerre de fixer sur des plaques de métal les premières images photographiques. Il essayait même d'expliquer de cette façon la production des images consécutives. Depuis ce temps, ces idées avaient à la vérité cours dans la science, et nous les trouvons exposées nettement par plusieurs auteurs (1), avec tous les arguments qui militent en faveur d'une théorie chimique de la vision (2).

Aussi ne faut-il pas s'étonner que, lorsque Boll vint donner à ces théories la base matérielle qui leur manquait, en découvrant dans le segment externe des bâtonnets de la grenouille une matière colorante rouge spéciale, se détruisant à la lumière et se régénérant incessamment à l'obscurité, cette découverte ait éveillé l'attention générale, provoqué d'actives recherches, et donné, pour

(1) Voir Bernstein. *Untersuchungen über den erregungsvorgang in Nerven und Muskelsystem*. Heidelberg, 1871; — et Nuel *Art. Retine in Dr^e Dechambre*.

(2) Rappelons que dans ses lettres sur l'héméralopie, M. le Dr A. Netter avait déjà songé à expliquer certaines variations de la constitution de la rétine à l'état normal, par les conditions différentes de la vision à la lumière et à l'obscurité.

un certain temps, une direction spéciale à tous les travaux concernant la structure et le fonctionnement de la rétine.

Tout l'honneur de la découverte du pourpre visuel revient en effet aux travaux de Boll (1), travaux relativement récents, puisque les premières communications du professeur italien ne datent que de novembre 1876. Si, avant lui, on avait décrit, dans la série animale, sur des espèces distinctes, des pigments variés, ou des colorations rouges plus ou moins intenses de la rétine (2), personne n'avait songé à généraliser ces découvertes, qui, dans la pensée de leurs auteurs, ne relevaient que de l'histoire naturelle. Les anatomistes continuaient à décrire la rétine comme une membrane hyaline, réfringente et incolore (3). Boll devait le premier faire de la coloration rouge du segment externe des bâtonnets, un caractère physiologique important et constant de leur substance lamellaire : le premier, il devait découvrir l'action de la lumière sur cette coloration et sa reproduction à l'obscurité et rattacher enfin les faits qu'il observait aux théories optochimiques, que nous avons rappelées. Il ne s'était pas prononcé cependant sur la question de savoir s'il y avait lieu d'admettre la présence d'une substance chimique spéciale, ou s'il fallait invoquer un simple phénomène physique d'interférence, lié à la structure lamellaire du segment externe des bâtonnets et des cônes. Kühne (4), dont

(3) Fr. Boll. Zur Anatomie und Physiologie der Netzhaut (*Monatsber. d. Berliner Acad.*, 12 nov. 1876); — Sull'Anatomia e fisiologia della retina (*Acad. d. Lincei*, 3 déc. 1876); — et Annales d'oculistique (mai-juin 1877).

(2) Chez les invertébrés, Krohn (*Verhandl. d. Leopold. Car. Acad.*, 1840), décrit la couleur rouge des bâtonnets des Céphalopodes; Leydig (*Lehrbuch d. Histologie*, 1857), signale la teinte rose ou violette des bâtonnets de certains insectes; M. Schultze (*Arch. f. mikroskop. Anat.*, II), signale le même fait chez l'écrevisse. Chez les vertébrés, H. Müller (*Zeitschrift f. Wissensch. Zoolog.*, 1856), reconnaît le premier que, dans certains cas, la rétine de la grenouille est rouge. Leydig (loc. cit.), vérifie le même fait chez les autres amphibiens. M. Schultze, sur le rat et le hibou; tous les deux confirment, sur la grenouille, la découverte de H. Müller.

(3) Rappelons cependant que Melloni avait trouvé la rétine jaune sur le cadavre, et avait essayé d'expliquer par ce fait l'action lumineuse plus intense des rayons jaunes du spectre (*Comptes rendus*, XIV).

(4) On trouvera les travaux de Kühne, dont plusieurs ont été faits en collaboration

les travaux ont suivi de quelques semaines ceux de Boll, trancha la question, en isolant le pourpre rétinien à l'aide d'une solution de sels biliaires. Il reprit points par points l'étude commencée par lui, détermina d'une façon plus précise les conditions et les lois des phénomènes, qu'il avait signalés le premier, et reproduisit entr'autres, avec de nombreuses variantes, les photographies d'objets lumineux sur la rétine, ce qu'il appelait des optogrammes. Nous retrouverons, à chaque pas, ses travaux dans le cours de cette étude.

En même temps, Capranica (1) étudiait la chimie de la membrane de Jacob et de son *épithélium rétinien*, spécialement au point de vue de la régénération du pourpre visuel.

Divers observateurs reconnaissaient la présence du rouge rétinien sur l'œil humain (2), et H. Adler (3), dans des cas pathologiques, constatait le rapport qui existe entre la présence et le degré de cette coloration et l'intégrité plus ou moins parfaite des fonctions visuelles.

Des recherches dans la série animale ou sur l'homme, les observateurs concluaient malheureusement à l'absence de pourpre chez quelques animaux, tels que le pigeon, le poulet, les serpents (qui n'ont que des cônes), ainsi que dans la macula de l'homme et du singe, c'est-à-dire dans la région de la vision distincte. Ces faits semblaient détruire d'emblée le rôle qu'on avait voulu faire jouer à cette substance, dans la perception lumineuse. Aussi un an à peine s'était passé, depuis les premiers travaux de Boll, et déjà la question du pourpre visuel semblait ne plus

avec A. Ewald et W. C. Ayres, dans *Centralblatt*, 1877, et dans *Untersuchungen aus dem physiologischen Institute* (Heidelberg, 1877). Kühne les a résumés dans : *Hermann's Handbuch der Physiologie*, tome III.

(1) S. Capranica. *Archiv. f. Anatomie und Physiologie*, 1877.

(2) Voir, pour les observations qui ont suivi de plus près les travaux de Boll : Fuchs et Welponer (*Wiener med. Wochenschrift*, 1877); Schenck et Zuckerland (*Allg. med. Zeitung*, mars 1877), et pour les publications plus récentes : E. Nettleship (*The Journal of Physiology*, 1880).

(3) H. Adler. *Centralblatt*, 1887.

justifier les espérances qu'on avait fondées sur lui au début, et l'idée qui a cours dans la science aujourd'hui, c'est qu'il ne saurait avoir qu'un rôle sinon nul, du moins très accessoire (1).

Nous avons pensé cependant qu'en l'absence complète de notions certaines sur le fonctionnement de la rétine, cette question méritait de ne pas être définitivement écartée et d'être le point de départ de recherches nouvelles; de quelque façon, qu'on se représente jamais l'action de la lumière sur les parties sensibles de l'œil, il est impossible qu'un processus chimique aussi actif, au sein même de l'organe périphérique de la vision, n'influence en rien cette action, dans un sens ou dans un autre, surtout si l'on songe à la sensibilité des nerfs à toute action chimique. Nous verrons, d'autre part, plus loin, qu'il y a peut-être lieu de faire des réserves sur l'absence complète de rouge dans la macula, si facilement admise aujourd'hui.

Quant aux arguments tirés de l'anatomie comparée, ils ne nous paraissent pas définitifs. Nous croyons, en effet, que, dans le perfectionnement incessant de ses organes, l'homme en tire tous les renseignements qu'ils sont susceptibles de fournir et il n'est pas impossible qu'un phénomène morphologiquement accessoire ait acquis chez lui une importance considérable, par le rôle que lui a défini l'organisme et auquel il s'est adapté.

Enfin, supposons même que le pourpre rétinien ne soit pas indispensable au fonctionnement intégral de la vision, que nous soyons obligé d'admettre une ou plusieurs substances chimiques incolores, impressionnables par la lumière, à côté de celle qu'a décrite Boll et qui, dans ce cas, n'aurait dû qu'à un caractère con-

(1) Nous avons omis à dessein, dans ce court exposé historique, de rappeler les publications relatives à quelques points spéciaux dont nous aurons occasion de parler dans le cours de cette étude. C'est ainsi que nous aurons à dire un mot du rôle que, dans un travail récent, H. Beauregard fait jouer au pourpre rétinien, et on trouvera, à la fin de notre thèse, les arguments sur lesquels s'est appuyé M. le Pr. Charpentier, pour rattacher sa destruction par la lumière à la production de l'impression lumineuse.

tingent de couleur le fait d'avoir été connue et étudiée la première. Il n'en est pas moins vrai que la théorie photochimique de l'impression lumineuse est loin, pour cela, d'être une question jugée, et que la détermination des propriétés du pourpre visuel des lois qui président à sa destruction par la lumière et à sa régénération, peut nous permettre de conclure à un processus et à des lois analogues, pour ces substances chimiques incolores, que plusieurs auteurs admettent, mais dont actuellement il nous est impossible d'affirmer ou de nier l'existence.

Nous nous proposons donc, dans le cours de cette étude, après avoir résumé l'état de la science sur les propriétés physiques et chimiques du pourpre rétinien, d'insister spécialement sur le mécanisme et quelques conditions physiologiques de sa sécrétion.

Que M. le professeur Charpentier, qui nous a suggéré l'idée de ce travail et dont les conseils nous ont secondé, dans l'accomplissement de notre tâche, nous permette de lui adresser ici, avec la dédicace de notre thèse, l'expression de l'affectueuse reconnaissance du préparateur et de l'élève.

II

DÉTAILS ANATOMIQUES

Avant de commencer l'étude du pourpre visuel, nous croyons utile, pour éviter les redites, de donner un résumé succinct de la structure de la rétine, d'après les recherches les plus récentes, en insistant uniquement sur les caractères anatomiques de la membrane de Jacob, siège du processus physiologique découvert par Boll.

Nous ferons abstraction des fibres de soutènement formées de cellules probablement de nature épithéliale, fusiformes, très allongées, hérissées de prolongements multiples lamellaires ou fibrillaires, par lesquels elles s'anastomosent entre elles et s'étendant enfin de la surface interne de la rétine à la base des cônes et des bâtonnets. Ce sont les extrémités effilées de ces cellules qui, s'étalant en plaquettes transparentes, soudées les unes aux autres par leurs bords, constituent les membranes limitantes interne et externe.

Arrivé au pôle postérieur de l'œil, le nerf optique perd sa névroglie ; ses fibres se dépouillent de leur myéline et, après avoir traversé la sclérotique et la choroïde, changent brusquement de direction et se coudent à angle droit, pour rayonner de la papille sur toute la surface interne de la rétine, en dehors de la membrane limitante interne, et se terminer dans les cellules nerveuses multipolaires ou cellules ganglionnaires, dont elles forment le prolongement interne indivis (prolongement de Deiters).

Ces cellules ganglionnaires (troisième couche de la rétine)

émettent, par leur face externe, une série d'autres prolongements plus fins, qui se subdivisent à l'infini et se perdent dans un feutrage très épais, enchevêtrement de fibrilles nerveuses et de ramifications des cellules de soutènement. (Plexus cérébral de Ranvier.) A ce dernier succèdent deux rangées de petites cellules nerveuses, les unes unipolaires, les autres bipolaires, situées en dehors des premières. Par leurs prolongements internes, elles se rattachent toutes à la couche précédente; les cellules bipolaires ont seules un prolongement périphérique, qui se termine dans un second plexus analogue au premier. (Plexus basal de Ranvier.) Au feutrage qui le constitue, s'ajoute une ou deux rangées de cellules (cellules basales) étalées soit à sa face interne, soit à sa face externe, soit sur les deux, et, chez quelques espèces, incluses dans son intérieur même. Dans la huitième couche de la rétine, nous retrouvons des cellules nerveuses bipolaires analogues à celles que nous avons déjà décrites; leur prolongement central concourt à former le plexus basal; l'autre, au contraire, traverse la membrane limitante externe que nous devons donc considérer comme une véritable membrane fenêtrée et se termine au segment interne des cônes et des bâtonnets. Ce prolongement périphérique est bien plus long, pour les fibres des bâtonnets, que pour celles des cônes, qui reposent presque directement sur leurs cellules visuelles (1). D'après un travail récent de J. Renard, tous ces éléments nerveux ou épithéliaux de la rétine seraient unis entre eux par les anatomoses les plus multiples et les plus variées. Il nous reste à décrire, d'une façon un peu plus complète, la couche la plus importante de la rétine, celle des cônes et bâtonnets.

Les éléments anatomiques compris dans la membrane de Jacob, sont en effet de deux espèces. Les uns sont régulièrement cylin-

(1) Landolt a décrit, en outre, chez le triton, des corps allongés, situés entre les cellules visuelles, terminés par un renflement (massues de Landolt), et contribuant, par leur extrémité interne, à la formation du plexus basal. Il est possible qu'il n'y ait là qu'un arrêt de développement, peut-être normal, chez certaines espèces.

driques (bâtonnets); sur les autres, au contraire, le segment interne s'est élargi, tandis que l'externe est devenu à la fois plus mince et plus effilé à son extrémité, disposition qui a fait comparer les cônes à une bouteille, dont la base reposerait sur la membrane limitante externe.

Malgré ces différences de formes, ces éléments dérivés d'un même type embryonnaire ont une structure et des réactions chimiques absolument semblables et, en étudiant la rétine de certains animaux et même la fovea de l'homme, nous constatons l'existence de types intermédiaires très nets. Ils sont décomposables, enfin, l'un et l'autre en deux segments ou articles interne et externe séparés par une ligne bien accusée.

Le segment interne des bâtonnets est, chez l'homme, incolore et transparent. Il n'est modifié en aucune façon par l'acide osmique; le picro-carminate d'ammoniaque le teint en rose. Étudié chez la grenouille, il présente une zone externe de la forme d'une lentille plan-convexe (biconvexe sur le triton), d'une réfringence spéciale, fortement colorée par le picro-carminate. C'est le corps intercalaire de Ranvier, qui, pour quelques auteurs, jouerait le rôle de lentille convergente appliquée contre l'article externe des bâtonnets. La zone interne voisine de la membrane limitante ne fixe que peu le picro-carminate, au contraire, et a reçu du même auteur le nom de corps accessoire. Il est vrai que, chez l'homme, on constate quelquefois une disposition analogue, à la suite d'altérations cadavériques. Chez les oiseaux, les reptiles et les poissons, et, dans certaines conditions, chez l'homme, on a constaté aussi une striation longitudinale, que Schultze a voulu attribuer à une véritable division en fibrilles nerveuses (1). Mais il est difficile d'affirmer que cet aspect ne soit pas dû à de simples cannelures s'expliquant, soit par une disposition primordiale, soit par l'impression des prolongements très tenus de l'épithélium pigmenté choroïdien, que nous décrirons dans la suite, ou des

(1) Il est vrai qu'il est revenu plus tard sur cette opinion.

fibrilles de nature cuticulaire émanées de la membrane limitante externe.

Le segment interne des cônes, plus court que celui des bâtonnets, présente, chez l'homme et le singe, un corps intercalaire composé de filaments longitudinaux qui convergent vers le point de jonction des deux segments (Ranvier).

Chez les oiseaux et les reptiles, Valentin (1837), Hannover (1840), M. Schultze et Krause ont signalé, à la limite des segments interne et externe des cônes, la présence de boules colorées réfringentes, de diamètre égal ou supérieur à celui du segment externe, et formées en majeure partie par de la graisse, à laquelle s'associent diverses matières colorantes rouges rubis, vertes, jaunes et bleues (1). Les cônes de la grenouille renferment un globule analogue, mais incolore, et, chez beaucoup de poissons, tout le segment externe est rempli de boules colorées très petites. On conçoit que, dans ces conditions, le segment interne des cônes devienne plus ou moins noir par l'addition d'acide osmique. On a pu isoler et étudier les matières colorantes orangées, vertes ou rouges. La lumière les modifie peu et, sur l'animal vivant, une exposition prolongée au soleil paraît plutôt renforcer qu'affaiblir la coloration de l'article interne. Parfois même il semble se former, dans ces conditions, une grande quantité de globules colorés très petits, ce qui tendrait à faire admettre une néoformation de cette substance, dont nous aurons occasion plus loin de déterminer la composition chimique.

Le segment externe plus grêle, plus effilé et moins long sur les cônes, a cependant, comme nous l'avons dit, une structure identique, qu'il appartienne à un cône ou un bâtonnet. Il forme chez l'homme un cylindre hyalin, que l'acide osmique colore en gris. Par l'action successive de ce réactif et de l'eau distillée, il accuse une striation transversale très nette et finit par se décomposer en

(1) Le rouge semble prédominer chez les oiseaux nocturnes, et le jaune chez les diurnes.

une série de disques superposés, comme une pile de monnaies, et plus épais sur les cônes que sur les bâtonnets, où ils mesurent de 2 à 8 micromillimètres; chez les batraciens, cependant, cette striation est déjà visible à l'état frais. On a décrit en outre des stries longitudinales, qui seraient dues à des cannelures peu profondes. Le segment externe des cônes, qui se colore moins par l'acide osmique, est aussi plus mou, plus altérable et moins réfringent que celui des bâtonnets.

A la périphérie de la rétine, les bâtonnets dominent; il y en a trois ou quatre entre deux cônes. Dans la macula, au contraire, ils sont très rares et manquent complètement dans ses zones les plus centrales. Quant à la fovea, elle ne présente que des cônes, très effilés et très longs, il est vrai (1). Quelques poissons (raie, requin), et quelques mammifères à habitudes nocturnes (taupe, hérisson, chauve-souris), ne possèdent que des bâtonnets. Le lézard, la tortue et un grand nombre de serpents, et peut-être tous les reptiles, n'ont au contraire que des cônes. Chez la plupart des oiseaux, les cônes dominent, tandis qu'ils diminuent chez les rapaces nocturnes. Du reste, chez les oiseaux, comme chez les mammifères, plus une espèce se distingue par ses habitudes nocturnes, plus le segment externe des cônes et bâtonnets est long et décomposable en lamelles minces et nombreuses.

La constitution chimique de ce segment externe n'a pu être étudiée que sur les bâtonnets, et à l'aide seulement de procédés histochimiques. On y distingue une enveloppe extérieure, formée par une substance très réfractaire aux alcalis et aux acides (neurokératine, de Kühne) et un contenu, qu'on peut diviser en plaquettes et en substance intermédiaire. Ce contenu paraît formé d'un stroma de matières protéiques, auquel est associé un composé chimique, analogue probablement à la myéline des tubes nerveux, combinaison et mélange en proportions variables de

(1) On sait que les couches antérieures de la rétine s'arrêtent à la limite de la fovea, et que la membrane de Jacob constitue seule la région de la vision distincte.

cérébrine, de lécithines et de corps gras. C'est à ces derniers qu'est due la coloration par l'acide osmique, coloration qui, sur la même rétine, varie beaucoup d'un bâtonnet à l'autre. Quoi qu'il en soit, au microscope, l'alcool éclaircit en partie la préparation ; l'éther employé ensuite accentue encore cette action. Après l'intervention de ces deux réactifs, l'acide osmique ne noircit plus les bâtonnets ; mais la structure lamellaire est encore facile à reconnaître et ne disparaît définitivement que par l'addition de l'acide acétique, dissolvant des matières protéiques (1). Il ne reste plus alors que le tube de neurokératine, dont nous avons parlé. Ajoutons que ce dernier ne se prolonge pas sur la limite des segments interne et externe et que, par suite, le protoplasma du premier et la substance lamellaire sont en contact immédiat.

L'épithélium pigmenté, dernière couche de la rétine, sera décrit dans la deuxième partie de ce travail.

C'est le segment externe des bâtonnets, ainsi qu'il est facile de s'en assurer, en examinant une rétine fraîche au microscope, qui renferme seul le pourpre, à l'étude duquel nous allons passer.

(1) Les réactions chimiques des lamelles et de la substance interposée entr'elles sont absolument les mêmes. Toutes deux se colorent par l'acide osmique. Pour Kühne, cependant, les premières étant modifiées d'une façon plus notable par l'action de l'alcool, seraient particulièrement riches en cérébrine.

III

PROPRIÉTÉS PHYSICOCIMIQUES

DU POURPRE RÉTINIEN

Pour constater le plus nettement possible l'existence du pourpre visuel et obtenir une rétine à son maximum de coloration, il importe de se prémunir contre l'action rapide de la lumière solaire. En règle générale, toutes les manipulations doivent se faire dans un cabinet noir, éclairé seulement par la flamme d'une bougie, ou la lumière monochromatique du sodium. Comme nous le verrons, ces deux modes d'éclairage n'ont, dans l'espèce, qu'une action photochimique négligeable.

Après avoir fait séjourner une grenouille à l'obscurité pendant une à deux heures, il suffit d'énucléer l'un des yeux, d'enlever d'un trait de ciseaux sa partie antérieure, au niveau de l'ora serrata, d'agiter la moitié postérieure dans une solution à $\frac{6}{1000}$ de chlorure de sodium, pour se débarrasser du corps vitré et d'extraire enfin la rétine à l'aide de pinces très fines. Pour ne pas la déchirer au niveau de la papille, on coupe préalablement le nerf optique au ras de la sclérotique. Il ne reste plus qu'à l'étendre sur une soucoupe de porcelaine et à l'apporter à la lumière solaire. Elle apparaît alors, dans les premiers moments, d'un rouge très foncé avec reflets violets, pour se décolorer ensuite rapidement. En l'étalant sur une lamelle de verre, la face externe dirigée en haut, et l'examinant au microscope, il est facile de voir que le segment externe des bâtonnets est seul coloré.

Recherché avec ces précautions, le pourpre visuel a été retrouvé dans toute la série des vertébrés, sauf les exceptions que nous avons signalées. Partout il semble limité aux bâtonnets et manquer dans les cônes.

Nous avons rappelé déjà que Kühne a réussi à l'extraire,

en traitant par les sels biliaires des rétines de grenouilles préalablement conservées à l'obscurité. Nous renvoyons aux mémoires de l'auteur, pour les détails relatifs à l'extraction, à la purification, à l'élimination des sels biliaires par la dialyse, etc. C'est sur cette solution, d'une transparence parfaite, qu'il a été facile d'étudier complètement toutes les propriétés physicochimiques de cette matière colorante. Il restait, il est vrai, à contrôler ensuite tous les résultats obtenus, par l'examen de rétines fraîches, enlevées sur des animaux récemment sacrifiés. Ce sont ces propriétés que nous allons résumer.

I — PROPRIÉTÉS PHYSIQUES

1° Couleur du pourpre rétinien

Pour peu que la solution préparée suivant la méthode de Kühne soit concentrée, et il suffit pour cela de la placer dans le vide en présence de l'acide sulfurique, il est facile de voir qu'elle n'est pas rouge comme l'avait cru Boll, mais pourpre (1). Si on l'étend, au contraire, elle présente une teinte lilas, qui trahit également la présence des rayons les plus réfrangibles.

L'examen spectroscopique, qui est le moyen le plus parfait et le plus précis d'analyser complètement tous les éléments d'une couleur composée, a donné à Kühne un spectre d'absorption continu ayant son maximum en avant de la ligne E, en un point correspondant au vert jaunâtre, et s'étendant, de là, en s'atténuant jusqu'à l'orangé et au bleu ; le rouge et le violet passent intacts. Quand on a recours à l'examen spectroscopique direct, il est nécessaire de se hâter, l'action de la lumière modifiant rapidement la solution de pourpre, mais on peut aussi se servir de spectres objectifs, c'est-à-dire reçus sur un écran et observés à travers une

(1) On sait que le pourpre, qui n'existe pas dans le spectre solaire, résulte du mélange de ses rayons extrêmes rouges et violets.

cuve spectroscopique, procédé qui, n'exposant pas la solution à une lumière aussi vive, paraît plus sûr, quoique ne donnant pas de résultats aussi nets.

On voit combien étaient impropres les noms de rouge visuel ou d'érythropsine que Boll avait donnés à la matière colorante des bâtonnets ; celle-ci est pourpre et même d'un pourpre riche en rayons les plus réfrangibles (une partie des rayons bleus indigo, n'étant pas absorbés également) et sa couleur complémentaire serait non pas le vert, complémentaire du pourpre spectral, mais un vert tirant sur le jaune. Nous ne nous étonnerons donc pas de voir signaler, par différents auteurs, la nuance violette très accusée que présente la rétine, soit lorsqu'elle est constituée par des bâtonnets très longs, comme chez les hiboux, soit quand elle est particulièrement riche en substance photochimique, comme c'est le cas chez l'homme.

Sur la rétine encore adhérente à la choroïde, à moins de conditions spéciales (yeux d'albinos, yeux munis d'un tapis (1), comme ceux des carnassiers par exemple), la coloration de la rétine vue de face ne se traduit que par un reflet violacé du fond noir brunâtre de la choroïde. Ce fait n'a rien d'étonnant si l'on songe, d'une part, à la transparence de la membrane de Jacob et de sa matière colorante et, de l'autre, au milieu relativement opaque et très absorbant, que constituent les membranes placées derrière elle et qui ne renvoie à l'œil qu'une proportion insignifiante de lumière réfléchie ou transmise. Tout le monde sait qu'il est très difficile de juger de la teinte d'un verre coloré, si on le place sur un fond noir.

Quant à reconnaître à l'ophthalmoscope des variations dans la proportion du pourpre rétinien, il n'y faut évidemment pas songer. Nous verrons en effet que les rayons lumineux qui traversent d'avant en arrière les bâtonnets sont peu absorbés par

(1) On appelle tapis certaines régions du fond de l'œil qui, chez les carnassiers, les poissons, etc., sont normalement plus ou moins pauvres en pigment.

l'épithélium pigmenté choroïdien situé en dehors de la membrane de Jacob, et la lumière que nous renvoie à l'examen ophtalmoscopique le fond de l'œil, s'est réfléchi surtout sur les différentes couches de la choroïde et de la sclérotique. Ce qui le prouve, c'est l'expérience connue de Nuel. En enlevant un fragment de la sclérotique sur un lapin, il vit, à l'ophtalmoscope, ce point se traduire par une tache plus sombre, dont il modifiait à volonté la teinte en collant, au même niveau à l'extérieur, divers papiers colorés.

Cette lumière a, par conséquent, traversé deux fois des membranes riches en vaisseaux sanguins qui l'ont dépouillée de ses rayons les plus réfrangibles ; elle ne saurait donc être modifiée, d'une façon notable, par son passage à travers une matière colorante, qui n'absorbe pas les rayons rouges. Et de fait, les recherches ophtalmospectroscopiques de V. Bezold et Engelhardt (1), ne leur ont permis de constater, dans la lumière réfléchi par le fond de l'œil, que les raies d'absorption de l'hémoglobine.

Si Boll, en tuant des lapins par le chloroforme, a vu à l'ophtalmoscope la rétine pâlir aussitôt que l'animal succombait, ce fait ne peut être dû qu'à l'arrêt de la circulation dans les deux membranes extérieures de l'œil et non pas à une destruction instantanée du pourpre visuel. Le fait reste et conserve son intérêt médico-légal ; l'explication qu'en avait d'abord donnée Boll, et sur laquelle il est du reste revenu ensuite, est seule erronée. O. Becker (2) n'a en effet constaté aucune modification de la coloration du fond de l'œil à l'ophtalmoscope, avant et après l'action d'une lumière intense ; il lui a été impossible de reconnaître, dans les mêmes conditions, les optogrammes les plus nets. Certains points déterminés de la rétine du lapin sont notablement plus riches en pourpre visuel, que les parties voisines. A l'ophtalmos-

(1) V. Bezold et Engelhardt. *Sitzungsblatt d. bayr., Acad.* 1877. — Engelhardt. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde*, 1877.

(2) O. Becker. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde*, 1877.

cope, ils ne se traduisent par aucune modification de teinte. Ces deux derniers faits, qui permettent une comparaison simultanée et facile entre deux régions contiguës et de richesse variable en matière colorante, nous paraissent constituer des arguments irréfutables. La présence ou l'absence du pourpre ne se traduisent donc pas d'une façon appréciable à l'ophthalmoscope.

2° Action de la lumière sur le pourpre rétinien

Exposée à la lumière solaire, la rétine, fraîchement enlevée de l'œil d'une grenouille conservée à l'obscurité, se décolore, ainsi que l'a démontré Boll, en moins d'une demi-minute. Il n'y a rien là d'un processus cadavérique; car si on la maintient ainsi isolée pendant vingt-quatre heures, à l'obscurité, dans un milieu saturé de vapeur d'eau, elle ne perd rien de sa coloration. C'est au contraire une action spéciale et locale de la lumière; couvrons en effet la moitié de la rétine d'un corps opaque, il se produira, au soleil, une ligne de démarcation bien nette entre la partie décolorée et la partie protégée, qui sera restée pourpre. La rapidité de cette destruction par la lumière blanche tient, à la vérité, en partie à des conditions intrinsèques, dont nous aurons plus tard occasion de parler, mais elle dépend, au premier chef, de l'intensité de l'éclairage. A la lumière diffuse, elle demande de 20 à 30 minutes pour se produire et on voit alors nettement le pourpre virer au rouge, puis au jaune, et enfin se décolorer. Nous ne parlons pas des teintes intermédiaires, telles que le pourpre plus ou moins rouge, l'orangé et la nuance chamois, sur laquelle insiste longuement Kühne, et qui n'est qu'un mélange, dans des proportions variées, de pourpre et de jaune. Nous savons, d'autre part, que, si nous étendons d'eau une solution de pourpre rétinien, elle prend une teinte rose lilas, mais jamais nous ne constatons la succession de tons colorés dont nous venons de parler. Nous aurons beau remplacer l'eau par une autre solution semblable décolorée préalablement à la lumière, jamais non plus nous n'aurons de jaune.

Suivons maintenant cette destruction du pourpre au spectroscopie et il nous suffit pour cela de prolonger l'examen dont nous avons donné plus haut les résultats, nous verrons alors au premier stade, pendant lequel le spectre d'absorption est tel que nous l'avons décrit, en succéder un second, où le violet s'obscurcit, tandis que l'orangé, le jaune et presque tout le vert réapparaissent; la solution est alors devenue jaune; le spectre d'absorption s'étend sur les rayons bleus et violets, entre les raies F et H; il a son maximum un peu avant la raie G. Dans un troisième et dernier stade, le tout s'éclaircit.

De cet ensemble de faits, qui se contrôlent et se confirment les uns les autres, nous sommes en droit de conclure que la lumière transforme d'abord le pourpre rétinien en une matière colorante intermédiaire spéciale, jouissant, comme nous le verrons, de propriétés photochimiques particulières, le jaune rétinien. C'est son mélange, en faible proportion, avec le pourpre qui, neutralisant les rayons les plus réfrangibles, nous donne la coloration rouge, indice d'un premier degré d'altération. Une proportion plus forte de jaune produit l'orangé et si, à côté de ce dernier, il reste encore du pourpre intact, nous aurons la nuance chamois.

Ces données un peu complexes étaient indispensables à l'étude des particularités que présente l'action de la lumière monochromatique, dont nous allons parler maintenant.

Si nous étudions cette action (1), au point de vue du temps qu'il faut aux diverses radiations du spectre, non pour décolorer complètement le pourpre rétinien, mais pour produire plus ou moins rapidement les premières transformations appréciables de cette couleur, nous allons voir que cette distinction est justifiée: nous constaterons qu'aucune lumière monochromatique n'est

(1) Soit en interposant des verres ou des solutions colorés, soit en déplaçant notre solution de pourpre dans les différentes parties d'un spectre, et condensant, au besoin, à l'aide d'un verre cylindrique, les rayons les plus dispersés.

absolument inactive, à condition qu'elle soit assez intense ; mais qu'elle a un effet d'autant plus rapide, qu'elle est plus fortement absorbée, et, sous ce rapport, Kühne range les couleurs spectrales dans l'ordre suivant : vert-jaunâtre (1), vert, bleu, jaune, violet, orangé, rouge. Les rayons ultra rouges n'ont absolument aucune action ; quant à celles des rayons ultra violets (les plus voisins du violet ont seul été étudiés), elle est insignifiante.

Répétons d'autre part cette étude sur le jaune rétinien, obtenu en exposant la solution de pourpre à une lumière diffuse faible, et ne l'examinant au spectroscope qu'après qu'elle aura viré au jaune, nous verrons que lui aussi est détruit plus rapidement, dans les rayons qu'il absorbe le plus complètement, c'est-à-dire, par ordre d'intensité d'action, dans le bleu, le violet et le vert, série qui diffère, comme on le voit, notablement de la précédente.

C'est cette action distincte exercée par les différentes radiations lumineuses sur le pourpre et le jaune rétinien, qui va nous permettre de prévoir et d'expliquer la façon dont se comporte la rétine, dans les diverses lumières monochromatiques et les stades par lesquels elle passe, avant de se décolorer. Exposons, en effet, notre solution à la lumière bleue indigo, par exemple, qui agit relativement peu sur le pourpre et fortement au contraire sur le jaune ; ce dernier sera détruit, à mesure qu'il se produira, et les teintes dues à sa persistance, orangé, chamois, etc., manqueront ou seront peu appréciables. Dans le rouge ou l'orangé, au contraire, non seulement ces différents stades seront très nets, mais le jaune se conservera presque indéfiniment. En fin de compte, ce seront les rayons de la partie moyenne du spectre, et surtout la lumière solaire qui les renferme tous, qui agiront le

(1) Rappelons que Boehm de Berlin avait signalé longtemps avant les travaux de Boll, les tissus verts-pomme comme étant les plus fatigants pour la vue, ainsi qu'il avait pu le constater souvent dans les ateliers de broderie ou de couture (Grand, thèse de Paris, 1874).

plus efficacement et le plus rapidement, pour décolorer complètement le pourpre.

La dessication ou le séjour, pendant vingt-quatre heures, dans une solution d'alun, rendent la rétine réfractaire jusqu'à un certain point, à l'action de la lumière. Celles qu'on enlève sur des cadavres conservés un certain temps à l'obscurité, ou qu'on extrait sur la grenouille, et qu'on maintient ensuite, pendant quelques jours, dans une chambre noire, en évitant la dessication, présentent des propriétés analogues, quoiqu'à un degré plus faible. Il semble donc que le pourpre rétinien soustrait un temps prolongé à la lumière, acquière une fixité plus grande, sans que nous sachions à quoi attribuer ce fait (1).

Quoi qu'il en soit, c'est toujours, dans ces cas, le stade jaune qui paraît le plus persistant.

Aux diverses questions que nous venons d'examiner, se rattache naturellement celle de la fluorescence de la rétine. Les couches antérieures de cet organe, débarrassées de la membrane de Jacob, présentent, sur leurs deux faces, une fluorescence bleue pâle. (A. Ewald et Kühne, loc. cit.) Mais les recherches d'Helmholtz (2) et Setschenow (3) ont prouvé que la membrane de Jacob acquiert à son tour, dans les rayons ultra violets, une fluorescence verte pâle indépendante de la première. Cette fluorescence est en rapport intime avec la décoloration de la rétine. Ni le pourpre ni le jaune rétinien, n'en présentent de traces, aussi leurs solutions sont-elles d'une transparence parfaite, sans opalescence (4). Tous deux l'acquièrent, au contraire, en se décolorant.

Ces divers résultats de l'expérience ont été confirmés pleinement, par une dernière méthode d'investigation non moins féconde, que nous avons déjà rappelée, la production d'optogrammes

(1) Pour Kühne, le pourpre entrerait alors en combinaison, peut-être avec la neurokeratine.

(2) Helmholtz, *Ann. de Physik*, XCIV.

(3) Setschenow, *Ann. F. Ophthalmologie*, V.

(4) Quand elles sont débarrassées des sels biliaires.

sur l'animal vivant, qui constitue un excellent moyen de contrôle, en prouvant que la cessation de la vie et un commencement d'altération cadavérique ne sont pour rien dans les faits observés sur la rétine extirpée et isolée.

Quand on place un lapin ou une grenouille au fond d'une chambre noire, éclairée seulement par un verre dépoli enchassé dans une de ses parois et sur lequel on a collé, à la distance de 4 à 5 centimètres les unes des autres, une série de bandes parallèles de papier opaque, qu'on immobilise l'œil tourné vers la fenêtre et préalablement atropinisé, soit à l'aide de fils passés dans la conjonctive et fixés à l'appareil contentif de la tête, soit en curarisant l'animal, ce qui nécessite chez le lapin l'emploi de la respiration artificielle, qu'on éclaire ensuite la fenêtre à l'aide de lumière de composition et d'intensité variées, on obtient sur la rétine une image photographique positive, où les bandes parallèles opaques se dégagent en rouge et leurs intervalles éclairés en blanc. On peut fixer ces optogrammes, soit par la dessiccation, soit en les plongeant dans une solution d'alun. Une méthode plus rapide consiste à tenir quelque temps un œil enuclé, devant une fenêtre éclairée et à le jeter ensuite dans la solution d'alun ; on obtient ainsi une image photographique de la fenêtre et de ses barreaux. Malheureusement nous rencontrons ici une difficulté. Nous verrons dans la suite que la rétine exposée à la lumière solaire acquiert une adhérence intime avec l'épithélium pigmenté. Celui-ci, lorsqu'on l'extrait, s'enlève avec elle et, par ses granulations pigmentaires brunes noirâtres, rend la perception des teintes très difficile. On tourne la difficulté, soit en produisant des optogrammes très petits, soit en faisant agir au contraire une lumière peu intense, mais prolongée, soit enfin en curarisant l'animal, ce qui cède à l'œdème et détruit cette adhérence. Pour la grenouille, on réussit souvent en la maintenant longtemps dans l'eau, avant l'expérience, ce qui produit sans doute un œdème semblable. Si, enfin, on n'a pas pu éviter une adhérence, un séjour de l'œil dans la solution d'alun la détruira.

Par cette méthode, Kühne a pu vérifier toutes les lois que nous avons énoncées relativement à l'action de la lumière solaire et des diverses lumières monochromatiques, ainsi qu'aux teintes variées des stades de la décoloration.

Nous avons dit déjà que les optogrammes les plus nets n'étaient pas visibles à l'ophtalmoscope. Sur la rétine encore adhérente à la choroïde, ils se traduisent par une tache diffuse, sans limites précises, ne se distinguant des parties voisines que par une nuance plus claire et l'absence de ce reflet violacé que nous avons signalé et qui trahit la présence du pourpre.

II — PROPRIÉTÉS CHIMIQUES

On n'a pas encore d'analyse complète, permettant de rattacher le pourpre visuel à une classe déterminée de composés chimiques et d'en donner une formule. Les cendres renferment des traces de fer, mais en proportion tellement faible, qu'il est permis d'en attribuer la présence à l'hémoglobine provenant de quelques globules sanguins dissous par les sels biliaires pendant la préparation.

Nos connaissances chimiques sur les propriétés du pourpre rétinien se bornent donc à l'action de divers réactifs, dont les uns le décolorent, tandis que les autres ne l'altèrent pas.

Des recherches entreprises dans cette voie, il résulte, en premier lieu, que le pourpre qui se conserve intact en présence des sels biliaires, des carbonates alcalins, de l'acide osmique et du sucpancréatique, n'appartient pas aux corps gras.

L'ozone, l'eau oxygénée, l'hypermanganate de potassium ne le modifient en aucune façon, et la décoloration à la lumière se produit aussi bien dans le vide, ou dans une atmosphère d'hydrogène ou d'acide carbonique, qu'en présence de l'oxygène ; elle ne saurait donc être attribuée à une oxydation. Si l'acide sulfureux le détruit, comme il le fait pour un grand nombre de matières colo-

rantes organiques, ni l'hydrogène, ni l'hydrogène sulfuré, ni le sulfure d'ammonium, ni les sulfites, ni la solution ammoniacale d'oxyde de zinc, tous corps éminemment réducteurs, ne présentent d'effets semblables.

Les acides étendus, agents puissants d'hydratation, le décolorent mais l'alcool et la glycérine anhydre ont la même action, propriété que la glycérine perd, au contraire, si on l'étend d'eau. Quant à la solution de chlorure de sodium, quelle que soit sa concentration, elle laisse le pourpre rétinien absolument inaltéré.

En somme, la nature intime de ce processus nous échappe (1). Il est difficile, en effet, de trouver la loi générale qui fait que certains alcalis (eau de chaux, baryte, etc.), et certains acides, des alcools, des aldéhydes, des éthers, des huiles essentielles, produisent une décoloration, que, mis en présence de l'acide acétique étendu, du chloroforme, de l'essence d'amandes amères, et de l'essence de térébenthine, le pourpre passe aujaune, comme à la lumière, et se décolore ensuite, tandis que le carbonate et le santolate de soude, l'acide santonique, l'acide borique, la benzine, l'éther, le pétrole et l'essence de bergamotte paraissent sans action.

A l'obscurité, une température de 70° à 75° décolore rapidement la rétine de la grenouille ; au-dessous de 50°, la chaleur est impuissante à elle seule ; l'addition d'une solution alcaline semble activer l'effet d'une température élevée ; la sécheresse le retarde, au contraire, comme elle retarde toutes les actions chimiques. La chaleur vient également en aide à la lumière, lorsque celle-ci est faible. L'addition de réactifs oxydants ou réducteurs n'a, au contraire, aucune influence sur la marche du phénomène. Les acides étendus, tels que l'acide acétique par exemple, qui à eux seuls suffisent dans l'obscurité à faire virer le pourpre au jaune, favoriseront évidemment, au point de vue de la décoloration totale,

(1) Kühne, se fondant sur l'action différente de la glycérine anhydre ou additionnée d'eau, l'attribue à une deshydratation.

l'action de lumières monochromatiques telles que le bleu, qui détruisent surtout le jaune.

Il importe de remarquer, en terminant, qu'aucun de ces réactifs qui décolorent le pourpre rétinien ne se trouve en rapport avec lui dans les conditions physiologiques. On a beau, d'autre part, laisser des rétines de grenouilles se putrifier à l'obscurité, ou bien les triturer, à diverses reprises, dans un lieu obscur également, elles ne perdent ni leur coloration, ni leurs propriétés photochimiques. Le pourpre rétinien, substance sans analogue dans l'organisme, ne saurait donc, sur l'œil qui fonctionne normalement, être détruit que par la lumière seule.

IV

SÉCRÉTION ET RÉGÉNÉRATION DU POURPRE RÉTINIEN

Dans l'appareil de la vision, comme dans ses autres parties constitutantes, l'organisme lutte, par une réparation active, contre les pertes qu'il subit. Nous savons déjà qu'à l'obscurité, la rétine de la grenouille, préalablement exposée à une forte lumière, a repris, en une ou deux heures, sa coloration pourpre habituelle. D'autre part, l'expérience démontre que si cette membrane extraite du fond de l'œil, se décolore en moins d'une demi-minute, laissée en place, sur l'animal vivant, même après ablation de la cornée, de l'iris et du cristallin, pour que rien ne s'oppose à l'accès des rayons solaires, elle n'est blanche qu'après trois minutes d'exposition. Si l'œil, enfin, reste intact, dix minutes seront un délai à peine suffisant, la rétine fournissant, dans tous ces cas, de nouveaux matériaux à l'action de la lumière, à mesure que cette action s'exerce. Ce sont les conditions et les lois de cette régénération, que nous allons essayer de préciser.

Siège d'échanges moléculaires actifs et incessants, la membrane de Jacob ne reçoit, des couches situées en avant d'elle, aucun apport sanguin. Le réseau capillaire peu développé, que fournit l'artère centrale de la rétine, ne dépasse pas, en effet, le plexus basal, et même, chez certaines espèces animales (cheval, lapin), la vascularisation propre de la rétine se borne à quelques ramifications très ténues, qui se perdent à une faible distance de la papille. Ce fait serait de nature à étonner et à faire même concevoir des doutes sur l'importance physiologique des parties les plus exter-

nes de cet organe, si la couche de Jacob n'avait une autre source, d'où elle pût tirer les matériaux nécessaires à sa nutrition et à l'intégrité de son fonctionnement, et si nous ne savions que derrière elle, s'étend une membrane vasculaire d'une richesse qui n'a d'égale que celle des alvéoles pulmonaires, la couche chorio-capillaire de la choroïde. Un réseau sanguin aussi développé, aussi indépendant de tout autre territoire vasculaire de l'œil, limité rigoureusement à la partie de la choroïde qui recouvre la rétine, n'aurait pas, en effet, sa raison d'être dans une membrane, dont le rôle physiologique se borne à l'absorption et à la réflexion des rayons lumineux, fonction qui n'exige aucune dépense de travail. Quant à maintenir la pression intraoculaire, le riche réseau du corps ciliaire, tout à fait indépendant du précédent, y suffit amplement, croyons-nous. Toute la pathologie oculaire démontre que c'est là son rôle prédominant, tandis que les choroïdites postérieures altèrent rapidement les fonctions visuelles.

Mais les cônes et les bâtonnets ne sont pas directement en contact, avec ce véritable lac sanguin que constituent les couches internes de la choroïde; ils en sont séparés par l'épithélium pigmenté, qui joue, comme nous le verrons, un rôle important dans la régénération du pourpre visuel. Rien que par ce fait anatomique, du reste, nous pouvons déjà soupçonner que le plasma sanguin n'arrivera aux éléments de la membrane de Jacob, que modifié par les affinités chimiques spéciales, inhérentes à tout protoplasma cellulaire. Mais avant d'exposer les divers faits d'expérience, sur lesquels s'appuie ce rôle dévolu à la cellule épithéliale, il est nécessaire d'en donner une description complète.

Rattaché par sa formation embryologique (1) comme par ses

(1) La rétine se développe aux dépens de la vésicule cérébrale antérieure. Dès les premiers temps de la vie embryonnaire, celle-ci donne naissance à deux prolongements latéraux, dont l'extrémité se renfle et forme les vésicules oculaires primitives. La cavité de ces dernières n'est donc, au début, qu'un diverticulum de celle des ventricules et du canal de l'épendyme. Arrivée au contact de l'ectoderme, la vésicule oculaire primitive est déprimée par le bourgeon cristallinien qui, en se développant,

fonctions physiologiques, à l'appareil rétinien, l'épithélium pigmenté se compose d'une rangée unique de cellules hexagonales, formées toutes d'un corps cellulaire assez épais dont la face interne, unie intimement à la membrane de Jacob, donne naissance à des prolongements multiples, s'enfonçant plus ou moins loin entre les cônes et les bâtonnets.

Le corps cellulaire est muni d'un gros noyau incolore et ne présente de pigment qu'au voisinage de sa face interne. Ses zones les plus externes, en arrière du noyau, renferment, chez la grenouille, une série de corpuscules quelquefois très nombreux de formes irrégulières, transparents, incolores, et d'une réfringence spéciale. Leurs réactions les rapprochent de la myeline des filets nerveux. On ne les a retrouvés que chez la grenouille et chez quelques oiseaux, entre autres les hiboux ; ce qui ne prouve rien, il est vrai, contre la présence probable d'une substance chimique analogue, dans le protoplasma plus ou moins granuleux que présente l'épithélium pigmenté, sur les autres espèces. Leur distribution, en proportion des plus variables, d'une cellule épithéliale à une autre de la même rétine, ou d'une grenouille à l'autre, qu'on l'ait fait séjourner à l'obscurité, ou au soleil, n'a pas permis d'établir aucun rapport entre l'action de la lumière et leur production. Nous ne savons donc pas s'ils ont un rôle de nutrition, ou si ce ne sont pas plutôt des matériaux de déchet.

Dans les zones moyennes de la cellule, et surtout au voisinage du noyau, on trouve chez la grenouille une série de globules jaunes très réfringents, de dimensions variables et de différentes nuances, allant du jaune pâle au jaune d'or ; quelques-uns sont incolores. Ils sont constitués chimiquement par un corps gras, probablement l'oléine, à laquelle est associée une matière colo-

refoule sa moitié antérieure contre la postérieure, de sorte qu'elle finit par former une cupule composée de deux feuillets, dont l'antérieur donnera naissance à toutes les couches de la rétine, moins l'épithélium pigmenté, tandis que le postérieur ne constituera que cet épithélium.

rante, qu'on a pu isoler par l'action de l'alcool. Celle-ci se détruit à la lumière, quoique bien plus lentement que le pourpre rétinien, puisqu'en solution étendue la décoloration n'est complète qu'en 2 ou 3 heures.

La lumière ne paraît agir qu'en provoquant une oxydation : l'ozone produit les mêmes effets à l'obscurité.

Cette substance jaune a fait spécialement l'objet des recherches de Capranica (1), pour qui elle constitue la matière première destinée à former le pourpre rétinien. Mais ces conclusions ont été attaquées depuis de différents côtés. La matière colorante de l'épithélium pigmenté ne diffère en rien, en effet, ni par ses propriétés physiocochimiques, ni par l'action de la lumière, de celle qui teint en jaune la graisse du péritoine de la grenouille, et on l'a retrouvée également dans tout son tégument externe, ainsi que chez beaucoup d'autres espèces animales à tissu adipeux de même couleur. C'est elle qui s'associe aussi à la graisse, dans les globules colorés jaunes ou orangés que nous avons décrits chez les poissons et les reptiles, à la limite des segments interne et externe des cônes.

Quoiqu'il en soit, ses réactions la rapprochent beaucoup de la lutéine découverte par Piccolo et Lieben (2), dans le corps jaune de la vache, et par Thudickum, dans le jaune d'œuf (3). Chimiquement, la lutéine, la matière colorante de l'urine et la bilirubine sont des corps de composition très voisine ; cette dernière dérive manifestement de l'hémoglobine et en fait l'acide azotique colore en vert bleuâtre très fugace, la matière colorante jaune de l'épithélium pigmenté, comme elle fait de la matière colorante de la bile. Ce rapprochement avec la bilirubine serait de nature à nous expliquer les teintes variables des globules colorés des cônes, chez les oiseaux et les reptiles, teintes qui, suivant toutes apparences,

(1) S. Capranica. *Arch. f. Anat. u. physiol.*, 1877.

(2) Piccolo et Lieben. *Giorn. d. scz. nat. II, Palermo*, 1866.

(3) Hoppe-Seyler a démontré que cette dernière substance se décolore à la lumière.

dérivent les unes des autres, par voie d'oxydation. Mais y a-t-il lieu de s'exagérer son importance dans la cellule épithéliale ? Sa présence a-t-elle ici d'autre signification que celle d'une matière colorante accessoire, inséparable, chez certaines espèces, de la présence de globules graisseux ? Il est difficile de le dire, quoique cette dernière opinion ait pour elle, indépendamment des arguments que nous avons exposés plus haut, ce fait que chez le lapin, dont le tissu adipeux est très pâle, on ne trouve, dans l'épithélium, que des globules graisseux presque incolores. Chez aucun mammifère, enfin, il ne se rencontre de matière colorante analogue. L'homme en particulier en est totalement dépourvu.

Boll avait cru remarquer, qu'à la suite d'une action très prolongée de la lumière sur la grenouille vivante, ces globules graisseux pâlissaient. Kühne avait, de son côté, dans les mêmes conditions, constaté, à ce qu'il rapporte, une décoloration analogue, mais surtout prononcée en dehors de la portion de la rétine qui avait été exposée aux rayons solaires, et H. Beauregard, dans un travail récent, arrive à des conclusions diamétralement opposées à celles de Boll, c'est-à-dire qu'il a vu cette matière colorante persister quand il maintenait une grenouille au soleil et pâlir, au contraire, par un séjour prolongé à l'obscurité. Il va de soi, du reste, que, vu l'action très faible de la lumière, les modifications de cette substance doivent être à peu près nulles dans les conditions de la vision physiologique.

Il nous reste à parler du pigment, qui occupe les zones les plus internes de la cellule épithéliale et s'étend plus ou moins loin, dans ses prolongements. L'extrémité libre des bâtonnets plonge, pour ainsi dire, dans la masse de la cellule pigmentée, dont les prolongements l'entourent, à leur origine, d'un manchon complet, pour se terminer ensuite en une série de filaments plus ou moins fins, qu'on a pu suivre, chez la grenouille, jusqu'à la membrane limitante externe.

Le pigment qui occupe cette région est granuleux et amorphe chez l'homme, d'une coloration variant du brun clair au brun

noirâtre. La plupart du temps, il ne s'étend pas assez loin en arrière, pour recouvrir d'une façon notable l'extrémité libre des bâtonnets, et la lumière, qui traverse ces derniers, ne rencontre donc que peu ou pas de pigment qui l'absorbe et va se réfléchir sur les membranes vasculaires plus externes.

Ajoutons que, très abondant dans la race nègre, il l'est peu chez les blonds et manque complètement chez les albinos (homme, rat, lapin, pigeon). Il existe en proportion plus ou moins faible dans les yeux munis du tapis que présentent certaines espèces animales.

Des travaux de K. Mays (1), il résulte que ce pigment, qui semble très stable, résiste longtemps aux alcalis et aux acides, à moins qu'ils ne soient très concentrés; il est décoloré par la lumière, mais très lentement, puisqu'il faut des semaines et des mois, pour produire une décoloration complète.

La présence de l'oxygène est absolument indispensable à cette action des rayons solaires. L'air et la lumière favorisent également la solubilité très faible de ce pigment dans les alcalis étendus, où il donne des solutions jaunes décolorées rapidement par l'ozone, ce qui suffit à les distinguer du jaune rétinien. Sa composition, du reste, ne diffère en rien de celle du pigment qu'on retrouve dans le reste de la choroïde et rien n'autorise à aucun rapprochement avec la constitution chimique du pourpre visuel. Quant à l'action de la lumière, elle doit être insignifiante également, dans les conditions physiologiques de la vision.

Disons, pour terminer, que, d'après les recherches de Kühne, Angelucci et G. Schwalbe, l'épithélium pigmenté est séparé de la couche choriocapillaire par une sorte de basement-membrane de neurokératine, qui envoie, entre chaque cellule, une cloison transparente, ne dépassant pas le milieu du corps cellulaire. Ce basement-membrane reste ordinairement adhérente à la choroïde, quand l'épithélium suit la membrane de Jacob.

(1) K. Mays. *Untersuch. a. d. physiol. Inst. z., Heidelberg*, 1877.

Ces détails anatomiques étaient indispensables, pour comprendre l'étude qui va suivre, et dans laquelle nous nous proposons d'établir le rôle important que joue la couche épithéliale dans la sécrétion du pourpre rétinien et la façon dont on peut comprendre ce rôle, de dire un mot ensuite de quelques conditions physiologiques qui peuvent influencer cette sécrétion ; nous parlerons, pour terminer, d'un phénomène dont on s'est peut-être exagéré l'importance et qui se rattache intimement aux précédents : la progression du pigment, dans l'intérieur des prolongements protoplasmiques, par l'action de la lumière.

1° Rôle de l'épithélium pigmenté dans la sécrétion du pourpre rétinien

Comme nous l'avons déjà fait pressentir, par suite de la présence de l'épithélium pigmenté entre la membrane de Jacob et le réseau vasculaire choroïdien, la circulation sanguine n'a qu'une influence indirecte sur la régénération du pourpre visuel. L'expérience suivante de Kühn suffit amplement à le prouver. On expose une grenouille, pendant un temps suffisant, à la lumière, on la décapite et on s'assure, sur un des yeux, de la décoloration de la rétine. On extirpe ensuite l'autre œil et on le maintient, pendant une ou deux heures, à l'obscurité, en évitant sa dessiccation. Au bout de ce temps, la rétine a repris toute sa coloration normale.

Nous ne pouvons nous empêcher d'établir ici un rapprochement avec les expériences remarquables par lesquelles Ludwig a prouvé l'indépendance relative de la sécrétion salivaire, vis-à-vis de la circulation.

Les expériences suivantes vont nous montrer, d'une façon indéniable, l'importance du rôle que joue l'épithélium dans cette régénération.

Quand on sacrifie une grenouille, qu'on enlève la rétine avec les précautions ordinaires, pour l'exposer à la lumière solaire jusqu'à décoloration complète, qu'on la replace ensuite sur son lit

épithélial resté adhérent à la choroïde et conservé provisoirement à l'obscurité, on s'aperçoit qu'au bout d'un temps très court, qui varie de 10 à 30 minutes, en dépit de cette séparation momentanée, elle est redevenue pourpre foncée (1). Décollons, d'autre part, une moitié seulement de la rétine, ou bien froissons-la de façon à la séparer par places de l'épithélium : si nous ne l'exposons que quelques instants à la lumière, pour l'enlever ensuite complètement, tous les points décollés seront caractérisés par un stade plus avancé de la destruction de leur matière colorante.

Quand on examine, du reste, une rétine pourpre au microscope, il arrive que l'épithélium reste adhérent, par places, à la membrane de Jacob. Il est facile de voir qu'en ces points, quoiqu'on ait pris la précaution de tourner vers l'objectif la surface épithéliale des bâtonnets et que rien, par conséquent, n'entrave l'action de la lumière réfléchie par le miroir concave de l'instrument, la décoloration n'en met pas moins trois ou quatre fois plus de temps à se compléter, que sur les parties voisines libres de toute attache épithéliale.

Ces expériences, faciles à réaliser sur la grenouille, sont plus difficiles à reproduire sur un animal à sang chaud, comme le lapin. Chez ce dernier, en effet, l'épithélium pigmenté semble avoir perdu ses propriétés de régénération, moins de dix minutes après la mort. L'expérience suivante est cependant démonstrative. Sur un lapin albinos sacrifié à l'instant, on ouvre largement l'œil, on enlève un fragment seulement de la rétine et on en suit la décoloration. Lorsqu'elle est complète, on extrait rapidement le reste de cette membrane qui, pendant tout ce temps, est demeuré adhérente à la choroïde, mais a été exposée à la même lumière. On constate alors manifestement qu'elle a conservé une certaine coloration,

(1) Déjà en 1871, Fr. Holmgren avait démontré que les courants électrophysiologiques dont la rétine est le siège et qu'il étudiait en énucléant l'œil et le débarrassant de sa moitié antérieure et du corps vitré, présentaient pendant plusieurs heures de suite le phénomène de la variation négative, quand il portait cette membrane de l'obscurité à la lumière.

tandis que le fragment détaché de l'épithélium n'en présente plus trace.

Dans toutes les expériences que nous venons de relater, il est facile de voir que nous n'avons eu recours qu'à des rétines enlevées sur l'animal sacrifié après un séjour prolongé à l'obscurité à des rétines présentant par conséquent leur maximum de richesse normale en pourpre. Si nous nous adressons, au contraire, à celles qui ont été décolorées pendant la vie (1), on aura beau, après les avoir extraites de l'œil, et s'être assurés qu'elles sont tout à fait incolores, les replacer sur leur épithélium, à l'obscurité, dans aucun cas le pourpre ne se régénérera. Dans les mêmes conditions, lorsqu'on ne prend aucune précaution pour détruire l'adhérence de l'épithélium à la membrane de Jacob et qu'on soustrait la rétine ainsi revêtue à l'action de la lumière, c'est à peine si, au bout de deux heures, elle aura repris une teinte rose pâle, fait qui contraste avec la régénération si complète et si rapide du pourpre, quand on replace sur son lit épithélial une rétine décolorée seulement après son extraction. De même, lorsqu'on produit des optogrammes bien nets sur des grenouilles vivantes, et qu'on les sacrifie à des intervalles différents, pour suivre les modifications de l'image photographique, on voit que sa disparition n'est complète qu'au bout de deux heures.

Cette seconde série d'expériences, dont les résultats peuvent paraître étonnants, à première vue, nous aurons plus loin l'occasion d'y revenir, et de les expliquer. Mais quelle que soit l'interprétation que nous serons amenés à en donner, nous pouvons, dès maintenant, en tirer une conclusion, c'est que, si la rétine a été décolorée pendant la vie, c'est-à-dire en dépit des processus de régénération qui luttent contre l'action de la lumière et en retardent puissamment les effets, la destruction du pourpre rétinien paraît, pour une raison ou pour une autre, plus complète

(1) Nous avons dit déjà qu'il n'était possible de les obtenir libres de toute adhérence épithéliale, qu'à l'aide de certains artifices.

et plus difficile à réparer. La membrane de Jacob semble épuiser d'abord tous les matériaux que l'épithélium pigmenté tient en réserve pour la reconstitution de la substance photochimique et celui-ci a besoin alors, pour remplir complètement son rôle de régénérateur, de toute l'intégrité de sa constitution, de la persistance de ses rapports intimes avec la couche des cônes et des bâtonnets et enfin, s'il est épuisé par une sécrétion anormale, d'un apport sanguin qui lui permette de réparer ses pertes. Telles sont les conclusions que nous sommes en droit de tirer des faits que nous avons résumés plus haut. Reste à savoir si nous ne pouvons pas pénétrer plus avant dans la solution du problème.

On peut se demander d'abord si la rétine a recours, pour cette régénération, à des matériaux nouveaux, ou si elle utilise, dans ce but, les produits de décoloration fluorescents qui prennent naissance par l'action de la lumière. Cette question est, à la vérité, difficile à trancher. Toutes les probabilités sont cependant pour un processus mixte. Prenons en effet la rétine enlevée sur une grenouille conservée à l'obscurité, exposons-la à la lumière, jusqu'à ce que, décolorée complètement, elle présente la fluorescence verte, dont nous avons parlé. Reportons-la alors sur son lit épithélial, nous verrons, en multipliant les expériences, qu'elle repasse par toute la succession de teintes qui caractérise sa décoloration; elle redevient jaune, orangée, rouge, puis seulement pourpre. Il est difficile ici de ne pas admettre une régénération par un processus inverse de la décomposition, et aux dépens de la substance incolore qui en est le dernier terme. Quand on expose, au contraire, une grenouille vivante à l'action prolongée d'une lumière vive, il semble y avoir résorption de ces produits de décoloration; la membrane de Jacob finit par perdre sa fluorescence et, si nous suivons la régénération sur cet œil, la rétine apparaîtra d'abord d'une teinte lilas et passera de là au pourpre, sans présenter jamais les nuances intermédiaires qui caractérisent le mélange de jaune rétinien. Il y a ici évidemment formation de pourpre visuel nouveau.

De ces deux processus de régénération, le premier est très rapide, surtout chez les mammifères; le second exige un temps plus prolongé.

Ici encore la méthode des optogrammes peut nous être d'un grand secours et nous permettre de vérifier toutes ces lois qui, sans ce contrôle, pourraient paraître trop théoriques. Nous avons dit, il y a un instant, qu'un optogramme bien net ne disparaît qu'au bout de deux heures environ. Produisons au contraire, par une exposition moins prolongée, un optogramme fixé au stade de jaune seulement, ce dont on peut s'assurer en ne sacrifiant d'abord qu'un des yeux. En moins de dix minutes il aura disparu, à l'obscurité, sur l'autre œil. Il est bon d'ajouter cependant que, dans les conditions normales, à la lumière diffuse que nous recherchons et en particulier à l'éclairage artificiel riche en rayons rouges et jaunes, la décoloration de la rétine n'est jamais complète, sauf le cas de circonstances exceptionnelles. Surtout, à cause de la mobilité incessante du regard, il n'y a jamais d'optogrammes; ce qui détruit d'emblée toutes les applications médico-légales fantaisistes, qui ont un certain temps défrayé la chronique des journaux extra-médicaux. La régénération du pourpre visuel, aux dépens des produits de sa décoloration, est donc la plus importante, suivant toutes probabilités; dans les conditions physiologiques, celui-ci renaît de ses cendres; mais à la suite de reconstitutions et de décolorations successives, qui se produisent coup sur coup, dans l'action prolongée d'une lumière vive, il n'est pas irrationnel d'admettre qu'il perde de plus en plus cette propriété de reconstruire l'échafaudage détruit par la lumière et que l'addition incessante de pourpre nouvellement formé soit indispensable à l'intégrité du fonctionnement de la rétine. Les deux modes de régénération, dans cette manière de voir, marcheraient donc de front, aussi importants et aussi indispensables l'un que l'autre; seulement le premier étant huit à dix fois plus rapide que le second.

Quelle idée devons-nous nous faire, d'autre part, du rôle possible de l'épithélium pigmenté, dans chacun de ces deux processus? Un

premier fait, qui nous paraît certain, et que toutes les expériences concernant la recoloration, à son contact, de rétines exposées à la lumière, seulement après leur extraction préalable, suffisent, croyons-nous, à prouver, c'est que sa présence active considérablement la reconstitution du pourpre, aux dépens des produits fluorescents auxquels celui-ci donne naissance.

Kühne a constaté cependant que, dans ces conditions, en maintenant la rétine dans un milieu obscur et saturé de vapeur d'eau, elle présentait, au bout de deux ou trois heures, sans intervention aucune des cellules épithéliales, un commencement de recoloration rose jaunâtre; mais il y a loin de là à la régénération si rapide et si complète du pourpre visuel, lorsqu'on replace cette membrane sur la couche pigmentée, dont on vient de la séparer. Il n'est pas prouvé, du reste, qu'il n'y ait pas lieu de songer, dans le cas précédent, à des fragments des prolongements protoplasmiques restés inclus entre les bâtonnets (1).

En somme, nous ne savons pas comment l'épithélium intervient ici. Il est possible qu'il sécrète une substance spéciale, capable, soit de se combiner avec les produits de décoloration, soit de jouer simplement, dans ce processus de régénération, le rôle de ferment; dans ce dernier cas, le fait constaté par Kühne pourrait s'expliquer aussi par la présence de traces de cette substance hypothétique, au sein des bâtonnets ainsi isolés. Quoi qu'il en soit, une autre expérience du même auteur nous démontre que l'épithélium rétinien, même à ce point de vue, a perdu toute ou presque toute son action, lorsque la membrane de Jacob a été décolorée sur l'animal vivant.

Lorsqu'en effet, on étale alors sur lui une autre rétine, apportée à la lumière seulement après son extraction, et n'ayant perdu par conséquent aucun des produits de la décomposition du pourpre

(1) Ajoutons que si la rétine a été décolorée pendant la vie et débarrassée de son épithélium par la curarisation, elle ne présentera aucune régénération semblable de sa matière colorante.

rétinien, celui-ci n'en demande pas moins deux heures pour se régénérer.

Quant à la production de pourpre nouveau formé de toutes pièces, les expériences que nous avons résumées nous autorisent, croyons-nous, à conclure que, non seulement l'épithélium pigmenté est indispensable à sa production, mais qu'il n'y suffit complètement que s'il a conservé, dans toute leur intégrité, ses propriétés vitales et ses rapports normaux avec la membrane de Jacob, et si, en outre, à moins de persistance de la circulation, il n'a pas été épuisé par une sécrétion trop prolongée.

A. Ewald et Kühne ont étudié, dans le même but, la solution de pourpre rétinien et ont observé, à l'obscurité, une régénération très lente au sein même de cette préparation artificielle. Ici encore, en traitant par les sels biliaires des rétines préalablement décolorées sur l'animal vivant, on ne constatait rien de semblable. En ajoutant à la solution pourpre l'extrait par les mêmes sels du protoplasma de l'épithélium, la décoloration était ralentie et la régénération à l'obscurité accélérée. Ce dernier extrait contiendrait même, d'après ces auteurs, en faible quantité, il est vrai, du pourpre visuel tout formé; ce qui parlerait encore en faveur de sa production au sein du protoplasma épithélial.

Il nous reste à nous demander aux dépens de laquelle des substances si diverses contenues dans ce protoplasma se forme la matière colorante. Est-ce aux dépens du pigment? Il manque chez les albinos, dont la rétine est aussi riche en pourpre que celle des yeux normaux, et aucun fait chimique ou physique ne nous autorise à faire dériver l'une à l'autre ces deux substances. Pouvons-nous, d'autre part, réserver ce rôle aux granulations myéliniques décrites chez la grenouille? La plupart des espèces animales en sont privées, et tout ce qu'on pourrait conclure de l'analogie de leur constitution chimique, avec celle de la substance lamellaire et de leur abondance chez les hiboux, dont les bâtonnets ont une longueur exceptionnelle, c'est qu'elles sont probablement en rapport avec la nutrition de la membrane de Jacob.

Quant à la matière colorante jaune associée aux globules graisseux, nous avons dit les raisons qui rendent peu probable le rôle que Capranica a voulu lui faire jouer dans la création du pourpre visuel. Malgré l'analogie de coloration, elle diffère en effet complètement du jaune rétinien. Son spectre d'absorption n'est pas continu, comme celui de ce dernier, et il est interrompu précisément en avant de la raie G, au niveau des rayons que le jaune visuel absorbe le plus complètement. L'alcool la dissout sans l'altérer; l'iode et l'acide sulfurique la colorent, le premier en vert, le second en violet foncé. Ces trois réactifs détruisent au contraire complètement et presque instantanément le pourpre rétinien. Nous avons signalé l'action différente de l'ozone et celle de l'acide azotique, qui rapproche le jaune épithélial de la bilirubine. On sait enfin que la lumière ne détruit ce dernier qu'à la suite d'une exposition très prolongée.

La sécrétion du pourpre paraît donc devoir être réservée, par voie d'exclusion, au protoplasma incolore de la cellule pigmentaire. On remarquera sans peine l'analogie qui existe, à ce point de vue, entre cette rangée de grosses cellules chargées d'élaborer le plasma sanguin qui filtre de la couche choriocapillaire et les acini des glandes qui, eux aussi, sont le siège d'échanges nutritifs incessants et suffisent à leur rôle si actif, avec une vascularisation qui ne dépasse pas le tissu conjonctif de leur stroma conjonctif d'enveloppe.

2^e Examen de quelques conditions physiologiques de cette sécrétion

L'influence des modifications circulatoires, des sections nerveuses, de l'injection de diverses substances, etc., sur la régénération du pourpre visuel, a été peu étudiée, c'est pourquoi nous allons nous y arrêter un instant.

Deux méthodes peuvent être employées pour ces sortes de recherches: dans l'une, on opère sur le lapin ou sur la grenouille,

sans s'inquiéter de l'état préalable de la rétine et on voit, dans les différentes conditions des expériences auxquelles on les soumet, si la matière colorante de la membrane de Jacob persiste ou disparaît. Ce procédé d'investigation est évidemment à rejeter; il manque absolument de précision et de certitude, le pourpre ne se détruisant, à l'état physiologique, que par les actions photochimiques et se conservant indéfiniment quand il y est soustrait. Une deuxième méthode plus exacte, la seule à laquelle nous ayons eu recours, consiste à exposer d'abord l'œil à une lumière vive et prolongée (1) de façon non seulement à décolorer les bâtonnets, mais à épuiser encore les matériaux que tient en réserve l'épithélium pigmenté; on fait ensuite les différentes opérations de vivisection et autres, et on recherche les variations que présente alors le temps nécessaire à la reproduction du pourpre (2). Quand on n'expérimente que sur l'un des yeux, pour les sections nerveuses, par exemple, il suffit, au bout de une heure à une heure et demie, de comparer la recoloration plus ou moins prononcée des deux rétines. Pour les cas où c'est impossible, on peut placer dans les mêmes conditions de lumière et d'obscurité, une seconde grenouille d'égale vigueur à peu près, et la faire servir de terme de comparaison.

Nous allons passer successivement en revue l'action de la lumière, de la température, des divers états du sang, des sections nerveuses, des actions reflexes et de quelques composés chimiques, alcaloïdes et autres.

L'influence de l'éclairage, suivant sa composition et son intensité, ressort de tout ce que nous avons dit jusqu'à présent sur les propriétés photochimiques du pourpre visuel et les deux processus distincts qui concourent à sa régénération. Une lumière

(1) Il est bon, si on veut laisser les grenouilles un certain temps au soleil, de les placer dans l'eau pour éviter le tétanos que produit sur elles l'action de la chaleur.

(2) Cette méthode ne préjuge en rien, comme il est facile de le voir, la proportion définitive du pourpre visuel, qui peut être aussi forte que dans les conditions normales, quoique ayant mis plus de temps à se sécréter.

faible ou, bien formée seulement des rayons les moins réfrangibles pourra très bien, ainsi que l'a vérifié Kühne, empêcher toute recoloration de la rétine sur une grenouille exposée d'abord au soleil, et malgré cela, ne la modifier en aucune façon, au sortir de l'obscurité, différence qui tient évidemment dans un cas, à la reconstitution rapide du pourpre, aux dépens du jaune rétinien formé et dans l'autre à la lenteur de sa reproduction, au sein du protoplasma épithélial.

Quant à admettre, d'autre part, une action spéciale de la radiation solaire sur ce protoplasma, rien ne nous y autorise, croyons-nous. L'exposition de la couche pigmentée à la lumière, après l'extraction de la rétine, ralentit, il est vrai, ainsi que nous l'avons constaté, la recoloration de cette membrane, lorsqu'on la reporte ensuite sur son lit épichiléal ; mais il n'y a peut-être là que l'effet d'une destruction du pourpre déjà formé dans l'épaisseur du corps cellulaire.

La chaleur favorise cette régénération qui, à 30° par exemple, est complète chez la grenouille en moins d'une heure (1) tandis qu'à 0°, elle n'exige pas moins de neuf heures. Une température de 45°, qui tue cet animal en le tétanisant, supprime absolument toutes les propriétés physiologiques de la cellule pigmentée. La rétine conserve, il est vrai, sa coloration ; mais celle-ci, une fois détruite par la lumière, ne se reproduit plus quand on étale de nouveau cette membrane sur l'épithélium.

Nous avons dit déjà que la régénération du pourpre, chez les animaux à sang chaud, ne persiste, après la mort, que pendant dix minutes environ. Dans les quelques recherches que nous avons pu faire, sur l'influence des divers états du sang et des modifications de la circulation, les hémorrhagies abondantes, ainsi que la section ou la ligature en masse du paquet vasculo-nerveux de l'orbite chez la grenouille, ont toujours ralenti la recoloration de la rétine. Les pressions sur le globe oculaire, en anémiant ses parois

(1) Nous avons dit que la moyenne est de une à deux heures.

et les décharges d'induction, un pôle étant placé sur la cornée, l'autre dans la cavité buccale, en provoquant la contraction des vaisseaux, donnent les mêmes résultats. L'état squelettique auquel sont réduites les grenouilles de nos laboratoires, par suite du jeûne forcé auquel elles sont soumises, nous a permis de constater l'effet analogue de l'inanition prolongée. En plaçant un de ces animaux, préalablement exposé au soleil, dans une solution de sel marin, qui condense le plasma sanguin et tous les liquides de l'économie, jusqu'à produire une cataracte, la recoloration ne nous a paru ni ralentie ni accélérée.

Passons à l'influence des sections nerveuses : Holmgren (1) a constaté la persistance du pourpre rétinien chez un lapin, dont il avait un an auparavant coupé le nerf optique dans la cavité crânienne. La rétine, dans ces conditions, semble se comporter, au point de vue de la destruction et de la régénération du pourpre, comme à l'état normal. Faite dans la cavité orbitaire, cette opération, qui supprime alors la circulation de l'artère centrale de la rétine, paraît également, même quand on ne sacrifie l'animal qu'un mois après, sans influence sur la marche du phénomène. Il est intéressant de rapprocher ces faits des expériences de W. Krenchel (2) qui, en coupant le nerf optique dans l'orbite, constata une atrophie consécutive des couches antérieures de la rétine, tandis que la membrane de Jacob semblait rester intacte. La section faite en avant du chiasma n'intéressant par conséquent pas l'artère centrale, n'entraîne au contraire aucune altération de la rétine prise dans son ensemble.

Les sections portant sur le nerf trijumeau, le sympathique au cou et le nerf oculo-moteur commun, dans la cavité crânienne, n'ont donné aucun résultat. Faut-il en accuser l'insuffisance de nos procédés et la difficulté de l'expérimentation ?

L'excitation par la lumière de l'œil du côté opposé, ou de par-

(1) Fr. Holmgren. *Untersuch. a. d. physiol. Institute z. Heidelberg*, 1878.

(2) W. Krenchel. *Arch. f. Ophth.*, XX.

ties voisines, de la même rétine ne semble également ni ralentir, ni hâter la régénération du pourpre rétinien. Les injections de curare et d'atropine même, à forte dose, paraissent ne modifier en rien non plus cette sécrétion. Le santolate de soude que nous avons expérimenté, chez la grenouille, à la dose de 0^{gr},20 et le sulfate de quinine ne nous ont donné aucun résultat, en dépit de l'action si remarquable de la première de ces substances sur nos sensations visuelles subjectives (1). En revanche, de petites doses de muscarine ou de pylocarpine, employées chez le chien et le lapin, activent d'une façon notable la reproduction du pourpre, comme elles activent les autres sécrétions de l'économie; décolorée à la lumière, la rétine du lapin a repris alors sa teinte normale, à l'obscurité, en moins de vingt minutes, au lieu des 33 à 38 minutes qui sont indispensables, dans les conditions ordinaires.

L'exposition aux vapeurs d'essence de térébenthine retardent beaucoup au contraire cette recoloration. Après une heure et demie de séjour dans la chambre noire, la rétine ne nous a présenté, dans ce cas, chez la grenouille, qu'une teinte jaune des plus faibles. Expérimentée sur le même animal conservé à l'obscurité, la même substance ne nous a pas donné de décoloration complète, mais le pourpre avait, au bout d'une heure, pâli d'une façon notable et pris une teinte chamois très manifeste, indice de la présence du jaune. Ce fait, intéressant au point de vue de l'hygiène professionnelle, est dû évidemment à la destruction du pourpre par cette essence, que nous avons signalée dans les faits chimiques.

3° Progression du pigment par l'action de la lumière.

A la question du rôle que joue l'épithélium pigmenté, dans la sécrétion du pourpre rétinien, se rattache naturellement

(1) La nicotine s'est trouvée tout aussi inactive.

celle des modifications qu'apporte la lumière dans la distribution du pigment, à l'intérieur de la cellule épithéliale, et dans les connexions plus ou moins intimes de cette dernière, avec les éléments anatomiques de la membrane de Jacob. Cette étude, complément indispensable de la précédente, nous avons préféré en faire l'objet d'un chapitre à part, à cause des conclusions qu'ont cru pouvoir en tirer quelques auteurs, et Kühne, en particulier, pour attribuer à la cellule pigmentée, à côté de son rôle de nutrition, un rôle spécial, indépendant, dans la production de l'impression lumineuse.

Boll avait déjà remarqué que, si l'on décapite une grenouille conservée à l'obscurité, la rétine, lorsqu'on l'extrait, se sépare facilement de la couche sous-jacente, qui reste fixée à la choroïde.

Lorsque, au contraire, on la maintient un certain temps à une lumière vive, l'épithélium reste adhérent et s'enlève avec elle. Quand, dans les deux cas, on fait durcir l'œil et qu'on examine des coupes microscopiques (1), on voit que, sur la grenouille exposée au soleil, le corps de la cellule épithéliale est moins riche en pigment. Celui-ci s'est accumulé dans les prolongements protoplasmiques. Il s'y étend jusqu'à la membrane limitante externe, et recouvre en outre l'extrémité libre du bâtonnet, en proportion plus forte qu'à l'état normal; il s'est donc, en résumé, étalé sur toute la surface de ce dernier.

Sur la grenouille sortant de l'obscurité, au contraire, le pigment s'est retiré dans la zone interne du corps cellulaire. On le suit également assez loin en arrière, le long de ses parois latérales, mais il ne recouvre que peu malgré cela, et le plus souvent pas du tout, l'extrémité externe des bâtonnets. Dans les prolongements protoplasmiques, il ne s'étend qu'à une distance assez faible, ne dépassant jamais la limite des segments externe et interne. Quant au prolongement lui-même, il paraît ne rien avoir perdu de sa

(1) C'est Czerny (*Sitzungsber. d. Wiener, Acad.* LVI) qui, le premier a décrit ces mouvements du protoplasma.

longueur et se termine par un fil transparent, assez long encore pour atteindre la membrane limitante externe.

Pour Kühne, ces faits s'expliquent par une propriété essentielle, primordiale du protoplasma cellulaire, de présenter des mouvements propres, quand la lumière agit sur lui. Rappelant, à ce propos, les travaux de Brücke, Strassburger, etc., sur les courants que provoquent les rayons solaires dans les cellules pigmentées de la peau, chez la grenouille ou le caméléon, chez certains poissons, sur un grand nombre d'invertébrés et même sur des organismes inférieurs incolores, il admet que la cellule de l'épithélium rétinien envoie, à l'encontre de la radiation lumineuse, de véritables jets de protoplasma, entraînant avec eux son pigment. Ce déplacement donnerait naissance, d'après lui, à un ébranlement des filets du nerf optique, soit directement, par des connexions non encore découvertes, mais possibles à la rigueur, de l'extrémité libre des prolongements, avec les terminaisons nerveuses, soit indirectement, par action mécanique, en comprimant les bâtonnets, ou en frottant contre leur surface externe (1). Il est juste d'ajouter que Kühne ne présente cette explication que sous toutes réserves et qu'il ne se prononce, en aucune façon, sur le rôle possible de l'épithélium, dans l'impression lumineuse, rôle qu'il juge même ne pouvoir être que secondaire, les cellules pigmentaires étant trop larges pour rendre compte du degré de l'acuité visuelle, dans la fovea.

Malgré l'autorité qui s'attache aux travaux du savant professeur d'Heidelberg, sur tout ce qui touche à la question du pour-

(1) La forme circulaire et circonscrite des phosphènes qu'on obtient en portant fortement l'œil en dedans, et comprimant la sclérotique à l'angle externe, au voisinage de la macula, semble d'accord, il faut l'avouer, avec une excitabilité des couches profondes de la rétine par les actions mécaniques. Si le phénomène était dû à un ébranlement des fibres nerveuses étalées à sa surface, on devrait, en effet, constater une bande lumineuse étendue du point comprimé à la périphérie du champ visuel. L'action exercée par le même prolongement protoplasmique sur plusieurs bâtonnets voisins, permettrait également, si cette théorie pouvait être admise, d'ajouter une nouvelle interprétation à celles qui ont déjà été données du phénomène de l'irradiation.

pre visuel, nous croyons que rien n'autorise, jusqu'à présent, à attribuer à la cellule épithéliale une action indépendante de son rôle de nutrition. Nous savons bien qu'il est très difficile de suivre, au microscope, une fibre nerveuse terminale et que, par suite, nous ne sommes pas en droit de nier d'une façon absolue les connexions des prolongements épithéliaux, avec les filets terminaux du nerf optique ; il faut avouer cependant que des recherches nombreuses et patientes n'ont pas réussi à les découvrir.

D'autre part, les faits d'analogie sur lesquels s'appuie Kühne ne constituent pas des arguments de bien grande valeur. Rien ne prouve, en effet, en l'état actuel de la science, que la lumière soit capable de provoquer des mouvements propres du protoplasma, et les physiologistes tendent à expliquer plutôt les faits observés par des actions accessoires, telles que l'évaporation plus ou moins active sur une des faces de la cellule et la production consécutive, dans son intérieur, de courants à directions variées et de déplacements de substance.

L'étude des variations que présente le phénomène dont nous nous occupons ici, quand on fait agir sur l'œil des lumières d'intensité et de composition variées, va nous démontrer du reste, avec la dernière évidence, ses rapports intimes avec la sécrétion du pourpre visuel.

C'est, en effet, à la lumière relativement faible, celle qui ne décolore la rétine que lentement, à cause des processus de régénération qui luttent contre son action, que la progression du pigment est la plus marquée. Aucune lumière monochromatique n'agit, sous ce rapport, avec plus d'efficacité que les rayons rouges, plus puissants à ce point de vue, que la lumière verte qui détruit cependant bien plus rapidement et plus sûrement la matière colorante des bâtonnets.

Si l'on expose des grenouilles à la lumière diffuse et qu'on les sacrifie à des intervalles différents, on constate que les prolongements pigmentés, très marqués tant que la décoloration n'est pas complète, diminuent sensiblement, quand la rétine ne présente

plus trace de pourpre ou de jaune. C'est alors qu'il sera possible quelquefois d'enlever la rétine, sans amener en même temps l'épithélium.

Maintenons, au contraire, un instant, le même animal à une lumière vive et observons la marche que va suivre le retrait du pigment; nous verrons qu'il exige, pour être complet, de une à deux heures, précisément le temps nécessaire à la régénération du pourpre rétinien.

Cet ensemble de faits nous autorise, croyons-nous, à rattacher l'accumulation du pigment dans les prolongements de la cellule épithéliale, aux échanges actifs qui accompagnent la sécrétion de la matière colorante des bâtonnets. Sa progression est, suivant toute vraisemblance, consécutive à l'apparition de courants osmotiques, dirigés du corps de la cellule à la surface des éléments de la membrane de Jacob, courants qui doivent être assez accentués, à cause de l'espace très restreint où ils se produisent. En entraînant mécaniquement à leur suite le pigment épithélial, dont ils se débarrassent, pour ainsi dire, par filtration, ils accroissent la résistance des prolongements protoplasmiques, par l'addition d'un véritable ciment brun noirâtre.

Les échanges nutritifs dont nous parlons sont, comme nous l'avons vu, actifs surtout tant que la reproduction du pourpre visuel a lieu encore aux dépens des produits de décoloration et deviennent bien moins intenses ensuite, quand l'épithélium est obligé de le créer de toutes pièces. Il n'est donc pas étonnant qu'un phénomène, que nous considérons comme le corollaire de ces échanges moléculaires, suive une marche ascendante ou décroissante parallèle. L'expérience, en tous cas, semble confirmer absolument cette manière de voir.

Il est probable, enfin, par analogie avec les différences que nous constatons dans la vitesse respective de la circulation du plasma sanguin et de ses globules, que le déplacement de ces granulations noirâtres est bien moins rapide que celui du liquide qui les tient en suspension. On conçoit alors qu'un courant instantané et

très accentué agisse moins efficacement qu'un courant plus lent, mais aussi plus prolongé et plus constant. C'est ainsi que nous expliquerions l'action si prononcée de la lumière monochromatique rouge et de l'éclairage artificiel riche en rayons les moins réfrangibles.

Il résulte, d'autre part, des recherches de Hornbostel (1), que l'action de la lumière, probablement par le mouvement nutritif qu'elle provoque, augmente l'épaisseur des bâtonnets; celle-ci, qui est chez la grenouille de 6 à 8 micromillimètres, en mesure de 6,8 à 7,2 après une heure d'exposition au soleil.

Les lignes de séparation comprises entre eux semblent, par suite, se rétrécir notablement. C'est là un second fait qui doit concourir puissamment à assurer une adhérence de l'épithélium, adhérence dont il rend mieux compte que le ramollissement hypothétique des bâtonnets par l'action de la lumière, admis d'abord par Boll.

Chez l'homme, on a constaté des faits analogues, quoique le pigment, qui est ici en bien plus faible proportion que chez la grenouille, ne paraisse guère dépasser après l'exposition à la lumière la séparation des segments internes et externes des bâtonnets. Chez le singe, au contraire, on ne parvient pas, en dépit d'un séjour prolongé à l'obscurité, à dégager la rétine de son épithélium.

Ajoutons, enfin, qu'après la mort, l'adhérence se produit, dès que l'œil subit le ramollissement cadavérique. Une basse température, 0° par exemple, permet de la réaliser également, même à l'obscurité, mais sans progression de pigment. Une température élevée favorise au contraire cette dernière action. Il importe donc, pour comparer l'influence du séjour à la lumière ou à l'obscurité, d'égaliser autant que possible les conditions de température.

Les injections de curare, par l'œdème qu'elles provoquent, s'opposent à l'adhérence que produisent normalement les rayons

(1) Hornbostel. *Unters. a. d. physiol. Institute z. Heidelberg.*

solaires. Mais nous sommes là dans des conditions extra-physiologiques permettant, comme nous l'avons vu, de réaliser commodément certaines expériences, mais sans rapport avec les faits que nous avons exposés et cherché à expliquer plus haut.

Pour nous résumer, nous croyons que si la cellule pigmentée joue un rôle capital dans la régénération et la sécrétion du pourpre visuel, rien d'autre part n'autorise à admettre son intervention dans la production de l'impression lumineuse.

Quant à l'absorption de la lumière par le pigment, elle est bornée aux espaces étroits qui séparent les bâtonnets ; nous savons en effet que les rayons qui traversent ces derniers ne rencontrent plus, dans le corps de la cellule épithéliale, que peu ou pas de granulation pigmentaire.

On avait pensé un instant que le revêtement constitué par le prolongement protoplasmique pouvait avoir pour but d'absorber certains rayons, à direction oblique par rapport à l'axe des bâtonnets, et tendant, par conséquent, à en sortir par les faces latérales. Mais Brücke (1) a fait remarquer avec raison que par suite de la différence de réfringence qui existe entre les bâtonnets et le protoplasma qui les sépare, et de l'obliquité nécessairement très faible de rayons compris dans l'axe visuel, par rapport à la direction d'éléments anatomiques sensiblement parallèles au même axe, le pigment des prolongements épithéliaux n'avait pas à intervenir dans ce cas, parce que la réflexion totale s'opposant à la sortie de ces rayons lumineux hors des bâtonnets rend cette intervention inutile.

(1) Brücke. *Anatomie des Auges*, 1860.

V

HYPOTHÈSES SUR LE RÔLE PHYSIOLOGIQUE DU POURPRE RÉTINIEN

ET CONCLUSION

Nous avons dit, au commencement de ce travail, qu'en supposant que le pourpre visuel n'aie qu'un rôle accessoire et ne soit qu'une des substances photochimiques, dont beaucoup d'auteurs tendent aujourd'hui, quoique sans preuves certaines, à admettre la multiplicité dans la rétine, elle n'en était pas moins, sinon la plus importante, du moins celle dont l'étude nous permet de déterminer le plus facilement les lois générales auxquelles sont soumis les processus chimiques de la vision et méritait, à ce titre, de rester le point de départ des recherches entreprises dans cette voie.

Nous ne voulons pas cependant quitter ce sujet sans nous demander quelles hypothèses on peut faire sur le rôle physiologique possible d'une matière colorante que nous trouvons si universellement répandue dans toute la série des vertébrés, que la lumière seule peut détruire; dans les conditions normales de la vision, et dont la nature paraît avoir assuré la régénération active, avec tant de sollicitude. Et c'est ici le lieu d'examiner, croyons-nous, si les arguments sur lesquels on s'appuie pour nier complètement ce rôle sont réellement aussi péremptoires, qu'on l'admet généralement aujourd'hui.

Nous nous sommes déjà prononcés sur la valeur à accorder aux preuves tirées de l'anatomie comparée; nous croyons, en effet, que, pour un organe, dans la physiologie duquel l'activité cérébrale joue un rôle si important, souvent prédominant, dans l'analyse de nos sensations, avec leurs diverses qualités de couleur, de forme, etc., elle utilise toutes les données que peuvent lui

fournir les nuances les plus imperceptibles, dans les modifications matérielles que produit la radiation lumineuse, au sein de l'organe visuel périphérique, pour rendre plus complet et plus parfait, suivant ses besoins, le fonctionnement de cet appareil compliqué qui commence à l'œil et ne finit qu'aux ganglions centraux et aux couches cérébrales corticales. La nature, dans ces conditions, peut avoir divers moyens d'atteindre le même but, et il serait imprudent de conclure d'une façon absolue d'une espèce animale à une autre, qui ne fût pas très voisine, et surtout à l'homme.

Pour ne citer qu'un exemple, nous avons décrit, chez les oiseaux et les reptiles, des globules graisseux réfringents et colorés de teintes diverses, situés à la limite des segments interne et externe des cônes. Ces globules, qui occupent souvent toute la lumière du segment interne, doivent nécessairement, par l'absorption qu'ils font subir aux différentes radiations lumineuses, influencer considérablement la vision chez ces animaux et surtout la perception des couleurs. Irons-nous nier cette influence par le fait que ce caractère anatomique remarquable ne se retrouve pas chez l'homme? De même, en admettant que l'absence complète de pourpre rétinien chez le pigeon, le poulet ou les serpents soit absolument et définitivement prouvée, il n'est pas impossible que le rôle de ces substances soit rempli chez eux par un composé chimique analogue, peut-être très voisin, quoiqu'il manque de ce caractère accessoire de la coloration; mais quant à partir de là, pour nier ce rôle d'une façon absolue, rien ne nous y autorise, croyons-nous.

Mais l'objection la plus importante et à laquelle il est le plus difficile de répondre, est celle qui se fonde sur ce fait que la présence du pourpre rétinien n'a pas été constatée dans la macula de l'homme ou du singe.

Sur la rétine fraîche, encore adhérente à la choroïde, la tache jaune ne se traduit que par une nuance brunâtre plus foncée que le reste de cette membrane; elle se reconnaît à l'ophthalmoscope

au même caractère. Ce n'est qu'au bout de vingt-quatre heures que la coloration jaune apparaît; elle manque cependant au niveau de la fovea. Schmid, de Marburg (1), en a conclu que cette coloration n'était qu'un phénomène cadavérique. Mais si elle n'est pas visible à l'état frais, le fait s'explique, croyons-nous, par la transparence parfaite de la rétine qui, en se troublant ensuite, en trahit la présence. Ajoutons que la lumière détruit également cette matière colorante.

Malgré l'autorité de Kühne et de Donders (2), nous ne pouvons nous empêcher de formuler quelques réserves, relativement à l'absence complète de toute trace de pourpre visuel dans cette région.

Il ne faut pas se dissimuler, en effet, les immenses difficultés que présentent ces sortes de constatations, difficultés tenant, en premier lieu, soit à l'adhérence de l'épithélium, qu'il est impossible d'éviter chez le singe, soit tout au moins à la persistance de fragments des prolongements pigmentés, qui est fréquente chez l'homme, l'épithélium, au niveau de la macula, étant particulièrement riche en pigment. On conçoit que, dans ces conditions, la macula ne présentant, en somme, qu'une longueur de 2 millim., une matière colorante d'une transparence parfaite puisse échapper à l'œil, pour les mêmes raisons qui font que, sur la rétine examinée *in situ*, on ne reconnaît pas le pourpre, quelque abondant qu'il puisse être. Il ne faut pas oublier, en effet, qu'on a méconnu longtemps, après les travaux de Boll, la coloration de la rétine des oiseaux, qui ne présente qu'une teinte lilas pâle, teinte qui passait d'autant plus facilement inaperçue que, faute d'une analyse exacte de la couleur du pourpre visuel, on ne s'attendait à trouver et on ne recherchait que des colorations plus ou moins rouges.

D'autre part, si on observe, sur un fond pourpre foncé tel que la

(1) Schmid, de Marburg. *Centralblatt*, 1874.

(2) Kühne. *Centralblatt*, 1877. — Donders. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde*, XV.

rétine humaine, une tache aussi étroite, en supposant qu'elle ne présente qu'une nuance lilas claire, cette teinte deviendra difficilement perceptible pour une autre raison : l'intervention de phénomènes de contraste qui ne peuvent manquer de se produire (1). Ce qui prouve que ce n'est pas là une simple vue de l'esprit, c'est que si nous examinons au microscope, ainsi que le signale Kühne, une rétine à son maximum de coloration, les bâtonnets qui se présentent dans le sens de l'épaisseur, non seulement ne paraîtront pas rouges, mais prendront même une teinte verte complètement prononcée.

On ne connaît pas d'une façon précise le siège de la couleur jaunâtre de la macula. Si elle était due à la membrane de Jacob, il est facile de voir qu'elle serait un argument sérieux en faveur de la présence du pourpre visuel, le jaune rétinien, qui résulte de l'action de la lumière paraissant être particulièrement réfractaire. S'il faut, au contraire, l'attribuer, avec M. Schultze, aux couches antérieures de la rétine, cette matière colorante jaune, en neutralisant les rayons les plus réfrangibles, doit rendre encore plus délicate la perception d'une teinte lilas sous-jacente (2).

Si nous rapprochons maintenant l'étroitesse de la macula de l'importance de son rôle physiologique, puisque c'est ce point limité qui sert seul à la vision distincte, nous sommes en droit de supposer que les échanges, favorisés par la richesse spéciale du réseau choriocapillaire, au pôle postérieur de l'œil, prendront à ce niveau, une activité spéciale, et le pourpre visuel une instabilité qu'il peut ne pas présenter dans les régions périphériques, en vertu de la fixité relative qu'il paraît acquérir, quand il n'est pas utilisé.

Ce qui autorise cette supposition, c'est que Kühne n'est pas

(1) On sait que sur un fonds coloré fortement, une nuance claire de la même couleur paraît blanche.

(2) Faut-il attribuer à cette coloration jaune des couches antérieures, la moindre sensibilité de la macula aux rayons bleus ?

parvenu à reconnaître aucune trace de coloration pourpre sur les bâtonnets qui se mêlent aux cônes, dans les zones périphériques de la tache jaune. Si cependant, étant donnée l'analogie complète de structure de ces deux sortes d'éléments et les formes intermédiaires qui caractérisent la région de la vision distincte, nous serions en droit de nous étonner d'une différence aussi tranchée, dans leurs propriétés, le fait est bien moins probable, si nous considérons deux bâtonnets identiques, munis du même épithélium pigmenté. Le tout s'explique, au contraire, facilement par l'hypothèse d'une instabilité spéciale, liée à un fonctionnement et une circulation plus actifs, comme aussi probablement à la sensibilité plus prononcée du pourpre de l'homme aux actions photochimiques, constatée par différents auteurs.

On sait, du reste, que la macula est la partie la plus altérable de la rétine, et que sur le cadavre la fovea n'est bientôt plus représentée que par un trou, au centre de la tache jaune.

Une grande partie des faits observés sont en outre passibles d'objections spéciales. La plupart ont eu pour objet des yeux énucléés, et cela à la suite, soit de traumatismes ayant largement ouvert l'œil, ou d'affections des membranes profondes, faisant craindre des ophtalmies sympathiques, et nous savons que ce sont ces dernières qui altèrent le plus les conditions de sécrétion du pourpre rétinien.

Pour les yeux des suppliciés qui ont servi quelquefois, il était impossible d'obtenir un séjour préalable à l'obscurité.

Quant aux moribonds qu'on plaçait dans une chambre noire, outre que toutes leurs fonctions avaient subi une déchéance qui faussait les résultats, il ne faut pas oublier que la macula étant le point de fixation du regard et que la dilatation de la pupille, ainsi que la concentration des rayons lumineux sur ce point, par les milieux de l'œil, aidant, les précautions prises pour maintenir le patient à l'obscurité, qu'il est toujours difficile de rendre complète, ont dû être souvent illusoires.

Pour résumer cet ensemble de faits, nous nous croyons en droit

de maintenir les réserves que nous avons formulées plus haut et de conclure que la macula peut, à la vérité, renfermer une moindre proportion de pourpre visuel que le reste de la rétine, soit parce qu'il se détruit plus rapidement et plus complètement à ce niveau, soit à cause de l'épaisseur moindre des cônes, mais que les expériences sont insuffisantes pour nous permettre d'affirmer que le siège de la vision distincte soit absolument dépourvu de toute trace de cette substance photochimique.

C'est à ce point de vue que l'observation de Horner (1), est particulièrement intéressante, quoi qu'elle soit restée unique. Sur un œil fraîchement énuclée examinant la rétine *in situ*, il décrit la fovea comme un point foncé d'une couleur cerise qu'il vit disparaître rapidement. Nous ne croyons pas que ni la présence de l'épithélium vu par transparence, ni celle de la choroïde et de ses vaisseaux puissent expliquer cette nuance, comme le prétend Kühne.

Quoi qu'il en soit, si des expériences ultérieures venaient à démontrer la présence, en si faible quantité que ce soit, du pourpre visuel dans la macula, il y aurait lieu, croyons-nous, de se ranger à l'opinion émise récemment par M. le professeur Charpentier, au Congrès de l'Association française, pour l'avancement des sciences (Congrès de Reims, 1880). Une série de recherches datant déjà de plusieurs années et pour lesquelles nous renvoyons aux mémoires originaux (2), ont démontré avec la dernière netteté à notre excel-

(1) Horner. *Klin. Monatsbl. f. Augenhelkunde*, 1877.

(2) Aug. Charpentier. De la vision, avec les différentes parties de la rétine. *Thèse de Paris*, 1877, et *Arch. de Phys.*, n° 2, 1877. — Sur la distinction entre les sensations lumineuses et les sensations chromatiques. — Sur la production de la sensation lumineuse (*Comp. rend. Acad. des sciences*, 20 et 27 mars 1878. — Sur la quantité de lumière perdue pour la mise en activité de l'appareil visuel (*Ibid.*, 27 janvier et 10 février 1879. — Sur la sensibilité de l'œil aux différences de lumière (*Ibid.*, 5 juillet 1880). — Sur les variations de la sensibilité lumineuse, suivant l'étendue des parties rétinienne eucitées (*Ibid.*, 13 décembre 1880 et 2 décembre 1880). — Le sens de la lumière et le sens des couleurs (*Arch. d'Ophthalmologie*, nov.-déc. 1880 et *Gaz. des Hôpitaux*, 1880, n° 196). — Illumination de la rétine sous l'influence d'oscillations lumineuses (*Compt. rend.*, 14 février 1880. — Sur la quantité de lumière nécessaire pour percevoir la couleur d'objets de différentes surfaces (*Ibid.* 10 janvier 1880).

lent maître, qu'une lumière monochromatique, quelque saturée qu'on la suppose, lorsqu'elle se présente à l'œil, avec une intensité croissante, produit d'abord une impression purement lumineuse, la même pour toutes les espèces de couleur, et, seulement pour une intensité plus considérable, une sensation de couleur d'abord vague et confuse, puis nettement définie. Quand on compare, à ce point de vue, le centre et la périphérie de la rétine, on voit que pour une couleur déterminée, l'intensité lumineuse nécessaire pour provoquer la sensation primitive est la même sur toute l'étendue de cette membrane et que la macula présente même une excitabilité un peu moindre que les parties périphériques. L'intervalle entre le moment où se produit la sensation lumineuse et celui où la couleur est perçue, au minimum dans la fovea, s'accroît au contraire, de plus en plus, à mesure qu'on s'en éloigne. A la périphérie même, les couleurs ne sont plus reconnues, à moins qu'elles ne soient très intenses. Pour le blanc, au contraire, rien de semblable, toutes les parties de la rétine paraissent également impressionnables, la fovea l'étant même à un degré un peu moindre (1).

De ces expériences, nous sommes déjà en droit de conclure que la sensibilité de l'œil à la radiation lumineuse présente une double modalité de la sensation absolument distincte, la sensation lumineuse et la sensation chromatique, « la première, une primitive, essentielle, constante; la seconde, plus complexe, plus variable et comme dépendant d'une fonction de perfectionnement. » La première, due à l'excitation simple du nerf optique, reste la même dans toutes les parties de la rétine; la seconde, exigeant une intervention spéciale de l'activité cérébrale, est plus parfaite dans la région la plus exercée, celle de la macula.

Un deuxième fait qui paraît prouvé également, c'est que le blanc ne saurait être considéré comme une couleur composée, puisque

(1) G. Schadow (*Arch. f. d. gesamte Physiologie*, 1879) constate que la périphérie de la rétine à 30° de la macula, est plus impressionnable que la macula elle-même à la lumière.

ces dernières agissent de moins en moins sur la rétine, en s'éloignant du centre, tandis que le blanc continue à être perçu tout aussi facilement. La clinique vient confirmer la distinction que nous venons d'établir, par les faits constatés de cécité complète pour les couleurs et un cas observé par M. Charpentier, d'hémiopie unilatérale très nette, n'affectant que la vision des couleurs et laissant intacte la sensation lumineuse et la perception des formes.

Si nous renouvelons maintenant les expériences citées plus haut après un séjour prolongé à l'obscurité, nous arriverons à ce résultat intéressant que si la sensibilité lumineuse est considérablement accrue, est mise en jeu par une lumière 10, 20, 30 fois plus faible qu'auparavant la sensation chromatique exige toujours la même quantité de lumière. Ce fait nous explique pourquoi la saturation des couleurs semble diminuer, lorsqu'on les observe au sortir de la chambre noire, et pourquoi elles nous apparaissent alors fortement lavées de blanc.

L'addition de lumière blanche à une lumière colorée quelconque en dépit des rayons de même longueur d'onde qu'elle lui surajoute n'augmente en rien la sensibilité de l'œil pour cette couleur, « les rayons surajoutés n'ont pas agi sur la sensibilité chromatique, ils ont été neutralisés en tant que couleur par les rayons complémentaires. » Cette dernière expérience nous permet de mieux comprendre encore la différence fondamentale qui existe entre le blanc et les couleurs. Il faut admettre, en effet, que les différents groupes de couleurs complémentaires, qui se neutralisent, deviennent incapables de mettre en jeu la sensibilité chromatique et que la sensibilité lumineuse reparaît alors, dans toute son intensité, la lumière blanche ne mettant en jeu que cette dernière. Les conclusions auxquelles est arrivé M. Charpentier, tant sur la distinction des deux formes de sensibilité de l'œil que sur la signification de la couleur blanche, nous paraissent donc hors de toute conteste (1).

(1) Remarquons en passant que plusieurs de ces faits constituent des arguments décisifs contre la théorie de Jouug-Helmholtz sur la vision des couleurs.

L'influence du repos de l'œil sur la sensation lumineuse, ainsi que la persistance de cette forme de sensibilité, dans les parties périphériques, à un degré aussi prononcé et même plus prononcé que dans la macula, ont amené notre maître à attribuer la sensation lumineuse à l'action de la lumière sur le pourpre visuel. Sous la réserve, en effet, de la présence du pourpre dans la macula. nous ne connaissons aucun fait qui ne soit en accord avec cette hypothèse. Pour le rouge, qui agit peu sur cette substance, la sensation chromatique suit pour ainsi dire presque immédiatement la sensation lumineuse. Chez les mammifères comme chez les oiseaux, plus les espèces ont des habitudes nocturnes (1) (hiboux, taupes, hérissons, rats, chauves-souris), plus aussi les segments externes de la membrane de Jacob sont longs et riches en pourpre. Les couleurs qui exercent sur le pourpre une action moins marquée disparaissent les premières à la tombée de la nuit, d'où la teinte bleuâtre dont la brume colore à ce moment tous les paysages, etc.

L'opinion qui tend à faire du pourpre visuel l'agent de la sensation lumineuse. nous paraît donc s'appuyer sur des arguments d'une valeur incontestable (1).

La décomposition de cette matière colorante par la lumière est en tous cas un fait primordial, indépendant et qui, surtout, ne saurait être rattaché à des modifications de substance succédant à l'excitation de l'appareil rétinien, par une autre voie. On a beau multiplier, dans l'obscurité, les décharges électriques ou les actions mécaniques capables de produire une sensation lumineuse, on ne constate aucune modification, dans la coloration des bâtonnets.

Il faut avouer, cependant, que tous les essais tentés pour exciter des coupes de nerfs ou de muscles, ou bien l'organe de la gustation, ou enfin la peau de la grenouille strychnisée par la décolo-

(1) La structure lamellaire de l'article externe des bâtonnets assure puissamment l'absorption de la lumière, en la forçant, par des réflexions successives, à venir plusieurs fois en contact avec ses molécules. C'est ce qu'il y a de vrai dans la théorie de M. Schultze.

ration brusque d'une solution de pourpre, ou d'une rétine étalée sur eux, n'ont donné aucun résultat.

Quel sera, d'autre part, l'agent de l'impression chromatique? Sur quelle modification des phénomènes dont la rétine est le siège, se fonde l'analyse cérébrale qui joue ici, suivant toutes vraisemblances, un rôle prédominant? Faut-il invoquer des substances chimiques incolores et multiples? ou bien admettre un processus tout différent, affectant même un siège spécial, celui des cônes par exemple (1). Ou bien ne serait-il pas possible de faire intervenir ici les modifications apportées par les diverses lumières monochromatiques dans les phases respectives de la destruction du pourpre et du jaune rétinien? Il est difficile de se prononcer sur ce point. Peut-être cette dernière hypothèse expliquerait-elle pourquoi les couleurs, qui ont le champ visuel le moins étendu sont, d'une part, le rouge qui modifie peu le pourpre, et, de l'autre, le vert qui, agissant avec une intensité égale sur la pourpre et le jaune, a une action qui se rapproche le plus de celle de la lumière blanche et s'en distingue par suite difficilement. La régénération rapide de cette matière colorante aux dépens de ses produits de décomposition rendrait compte aussi de la succession de teintes, par lesquelles passent les images consécutives, avant de disparaître. En examinant enfin les différentes associations de couleurs complémentaires, il est facile de voir qu'elles sont toujours groupées de telle façon que leur action sur le pourpre et le jaunes'égale et que des deux stades, par lesquels passe la substance photochimique des bâtonnets avant de se décolorer, aucun ne l'emporte en durée sur l'autre d'une façon notable.

Mais nous ne pouvons pas insister plus longuement sur ce point. Faut-il admettre qu'il y ait là une base d'une théorie nouvelle de la sensation chromatique? Le pourpre rétinien, qui seul nous explique d'une façon rationnelle l'éblouissement au sortir

(2) On sait cependant que la perception des couleurs est très nette en dehors de la macula, en dépit de la diminution subite et notable du nombre des cônes.

de l'obscurité et la production d'images consécutives, à la destruction duquel nous venons de rattacher l'impression lumineuse, est-il destiné à jouer un rôle non moins important, dans la vision des couleurs? C'est à des recherches ultérieures qu'il appartient de résoudre ces questions.

Vu par le Président de la thèse.

Nancy, le 9 août 1882.

F. TOURDES.

Vu et permis d'imprimer :

Nancy, le 9 août 1882.

Le Recteur,

M. MOURIN.

QUESTIONS PROPOSÉES PAR LA FACULTÉ

- 1° CHIMIE. — Acide tartrique et principaux tartrates.
- 2° PHYSIQUE. — Tension des gaz et des vapeurs. — Evaporation en général. — Evaporation à la surface du corps humain en particulier.
- 3° HISTOIRE NATURELLE MÉDICALE. — Famille des laurinéés. — Ses produits médicamenteux.
- 4° ANATOMIE. — Nerfs de l'appareil de la vision.
- 5° HISTOLOGIE. — De la rate.
- 6° PHYSIOLOGIE. — Coagulation du sang.
- 7° PATHOLOGIE ET CLINIQUE EXTERNES. — Des kératites.
- 8° PATHOLOGIE ET CLINIQUE INTERNES. — De l'arthrite cervicale.
- 9° ANATOMIE PATHOLOGIQUE. — De la méningite tuberculeuse.
- 10° MATIÈRE MÉDICALE ET THÉRAPEUTIQUE. — Des médicaments antimoniaux.
- 11° MÉDECINE OPÉRATOIRE. — Résection de la clavicule.
- 12° ACCOUCHEMENTS. — Diagnostic des présentations et des positions du fœtus au moment de l'accouchement.
- 13° HYGIÈNE. — Hygiène des ouvriers plâtriers.
- 14° MÉDECINE LÉGALE. — De l'infanticide par suffocation.

